

Aus dem Institut für Anatomie der Freien Universität Berlin
Arbeitsgruppe Professor Dr. med. H.G. Baumgarten M.D.

Geschäftsführender Direktor
Professor Dr. med. H.J. Merker

TANGENTIALE VERLAUFSRICHTUNGEN VON NEURONENFORTSÄTZEN IM NEOCORTEX DER RATTE

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Jörg Rainer Wernicke
aus Berlin

1983



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546623_0037

Aus dem Institut für Anatomie der Freien Universität Berlin
Arbeitsgruppe Professor Dr. med. H.G. Baumgarten M.D.

Geschäftsführender Direktor
Professor Dr. med. H.J. Merker

TANGENTIALE VERLAUFSRICHTUNGEN
VON NEURONENFORTSÄTZEN
IM NEOCORTEX DER RATTE

INAUGURAL-DISSERTATION
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Jörg Rainer Wernicke
aus Berlin

1983

Referent: Professor Dr. med. H.G. Baumgarten M.D.

Korreferent: Professor Dr. med. J. Cervós-Navarro

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fachbereiche
der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 11. 8. 1983

Inhaltsverzeichnis

1.	<u>Einleitung</u>	5
1.1.	Morphologische und physiologische Aspekte der corticalen Struktur.....	5
1.1.1	Vertikale Organisation.....	5
1.1.2	Tangentiale Organisation.....	6
1.2	Problemstellung.....	8
1.3	Topographie, Funktion und Zytoarchitektonik der untersuchten Rindengebiete.....	9
2.	<u>Material und Methoden</u>	12
2.1	Präparation und histologische Techniken.....	12
2.2	Aufbau des Meßsystems.....	14
2.3	Morphometrische Prinzipien.....	15
2.4	Definition der Winkelsegmente.....	20
2.5	Computer-Auswertung und graphische Darstellung der Ergebnisse.....	22
2.6	Interpretation der Diagramme und Signifikanz- prüfung.....	24
3.	<u>Ergebnisse</u>	26
3.1	Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen der Neuronenfortsätze.....	26
3.1.1	Area 3, Axone der rechten Hemisphäre.....	26
3.1.2	Area 3, Axone der linken Hemisphäre.....	30
3.1.3	Area 3, Axone im Hemisphärenvergleich.....	34
3.1.4	Area 3, Dendriten der rechten Hemisphäre.....	34
3.1.5	Area 3, Dendriten der linken Hemisphäre.....	39
3.1.6	Area 3, Dendriten im Hemisphärenvergleich.....	45
3.1.7	Area 4, Axone der rechten Hemisphäre.....	49
3.1.8	Area 4, Axone der linken Hemisphäre.....	53
3.1.9	Area 4, Axone im Hemisphärenvergleich.....	56

3.1.10	Area 4, Dendriten der rechten Hemisphäre.....	57
3.1.11	Area 4, Dendriten der linken Hemisphäre.....	65
3.1.12	Area 4, Dendriten im Hemisphärenvergleich.....	71
3.1.13	Area 10, Axone der rechten Hemisphäre.....	73
3.1.14	Area 10, Axone der linken Hemisphäre.....	76
3.1.15	Area 10, Axone im Hemisphärenvergleich.....	80
3.1.16	Area 10, Dendriten der rechten Hemisphäre.....	80
3.1.17	Area 10, Dendriten der linken Hemisphäre.....	85
3.1.18	Area 10, Dendriten im Hemisphärenvergleich.....	92
3.2.	Morphologie der Dendritenfelder.....	94
3.2.1	Tangentiale Ausdehnung.....	94
3.2.2	Häufigkeit orientierter Dendritenfelder.....	102
3.2.3	Winkelverteilung orientierter Dendritenfelder....	104
4.	<u>Diskussion</u>	109
4.1.	Zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse.....	110
4.2	Morphologische und funktionelle Korrelate der Vorzugsrichtungen.....	113
4.3	Entwicklungsgeschichtliche Aspekte.....	114
5.	<u>Zusammenfassung</u>	118
6.	<u>Literaturverzeichnis</u>	120

1. Einleitung

1.1 Morphologische und physiologische Aspekte der corticalen Struktur

1.1.1 Vertikale Organisation

Seit den klassischen zyto- und myeloarchitektonischen Studien von BRODMAN (1909), CAJAL (1911), VOGT und VOGT (1919) und v. ECONOMO (1929), denen wir die Kenntnis der laminären Gliederung, der unterschiedlichen Zellpopulationen und der regionalen Bauunterschiede der Großhirnrinde verdanken, ist die Erforschung der vertikalen Cortexstruktur erheblich vorangeschritten.

So wurden mit Golgi- und Degenerationsmethoden, der Technik des axonalen Transportes von Meerrettichperoxidase und der Autoradiographie die laminäre Verteilung der thalamischen und cortico-corticalen Afferenzen weiter aufgeklärt (JONES und POWELL, 1970; WISE und JONES, 1978; JONES et al., 1978; AKERS und KILLACKEY, 1978; FROST und CAVINESS, 1980), intra- und interlaminäre Verbindungen genauer untersucht (VALVERDE, 1971; SZENTAGOTHAI, 1973; LUND, J.S. und BOOTHE, 1975; BUTLER und JANE, 1977; GATTER und POWELL, 1978) und der Ursprung corticaler Efferenzen beschrieben (LUND et al., 1975; JONES und WISE, 1977; WISE und JONES, 1977a und b). SHOLL (1953, 1955), RUIZ-MARCOS und VALVERDE (1970) und WINKELMANN et al. (1973) führten quantitative Analysen der neuronalen Morphologie durch.

Zahlreiche neurophysiologische und anatomische Untersuchungen haben gezeigt, daß die motorischen, somatosensorischen, visuellen und auditorischen Rindenregionen funktionell in vertikalen Säulen von zylindrischer oder scheibenförmiger Gestalt organisiert sind, deren Zellen ähnliche physiolo-

gische Eigenschaften und nahezu identische Afferenzen sowie subcorticale Projektionen aufweisen (LORENTE de NO, 1938; MOUNTCASTLE, 1957; HUBEL und WIESEL, 1962, 1968, 1969; HUBEL et al., 1978; ABELES und GOLDSTEIN, 1970; ASANUMA und ROSEN, 1972; ASANUMA, 1975; GOLDMAN und NAUTA, 1977; WISE und JONES, 1977b).

1.1.2 Tangentiale Organisation

Das Prinzip der topographischen corticalen Repräsentation ist schon seit mehr als 100 Jahren bekannt (FRITSCH und HITZIG, 1870). Seither wurden für viele Hirngebiete detaillierte funktionelle Gliederungen erarbeitet (WOOLSEY, C.N., 1958; PENFIELD und RASMUSSEN, 1950; MOUNTCASTLE, 1957; GOLDSTEIN et al., 1970; ASANUMA und ROSEN, 1972; HUBEL und WIESEL, 1962, 1968, 1969; HALL und LINDHOLM, 1974; WELKER, C., 1971). Untersuchungen der morphologischen Grundlagen dieser funktionellen Asymmetrien in der Tangentialebene sind jedoch weitgehend vernachlässigt worden.

Die wenigen Arbeiten der letzten 20 Jahre zu diesem Thema geben aber deutliche Hinweise darauf, daß die tangentielle Struktur des Cortex nicht homogen ist. Vielmehr sind in einigen Hirnregionen bevorzugte tangentielle Orientierungen von Dendriten und Axonen gefunden worden, die möglicherweise als die strukturelle Basis der funktionellen Inhomogenität interpretiert werden können.

So beschrieben MARIN-PADILLA (1969, 1974) eine anteroposteriore Orientierung von Korbzellen im motorischen Cortex des Menschen und PETERS und WALSH (1972) eine inhomogene Verteilung der apikalen Dendriten im somatosensorischen Cortex der Ratte, letztere allerdings ohne eine deutliche Ordnung.

WOOLSEY, T.A. und van der LOOS (1970) entdeckten die "barrels" in der Lamina IV des somatosensorischen Cortex der Maus, STEFFEN und van der LOOS (1980) fanden innerhalb dieser, als Säulenäquivalente interpretierten Strukturen bevorzugte Dendritenorientierungen. LE VAY et al. (1975) konnten zeigen, daß die Grenzen zwischen den funktionellen "ocular dominance columns" im visuellen Cortex des Affen durch die unterschiedliche Dichte der Afferenzen bestimmt sind.

COLONNIER (1964) unternahm erstmalig Messungen von tangentialen Verlaufsrichtungen und deren statistische Auswertung und fand in der Area striata der Katze bevorzugte antero-posteriore Orientierungen der neuronalen Fortsätze im allgemeinen und insbesondere der Dendritenfelder von Sternzellen. WONG (1967) untersuchte mit ähnlichen Techniken die Hörrinde der Katze, konnte aber die Existenz von Vorzugsrichtungen nur bei den Axonen einzelner Schichten und Teilgebiete bestätigen.

GLASER et al. (1979) hingegen beschrieben in einer computermikroskopischen Studie der Laminae IV und V des primären auditorischen Cortex derselben Species eine bevorzugte dorsoventrale Orientierung von Dendriten. SELDON und KEYSERLINGK (1978) erbrachten den Nachweis statistisch signifikanter Vorzugsrichtungen von Dendriten und Axonen in einer licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchung der Area 17 der Katze und des Affen sowie des frontalen Cortex der Katze.

Die Arbeitsgruppe um FLEISCHHAUER schließlich fand vor allem schräge Verlaufsrichtungen tangentialer Fasern und kleiner Nervenfortsätze in der Lamina I des Kaninchencortex (FLEISCHHAUER und LAUBE, 1977; MAURER und FLEISCHHAUER, 1979) und in der gleichen Schicht bei der Ratte charakte-

ristische, von Gebiet zu Gebiet wechselnde Vorzugsrichtungen (BÜLAU, 1980).

Von einigen der zitierten Autoren wurde eine Übereinstimmung der Vorzugsrichtungen mit physiologischen Befunden beschrieben, so mit der Projektion der vertikalen Gesichtsfeldachse (COLONNIER, 1964) oder mit den Isofrequenzlinien (GLASER et al., 1979). Die Ergebnisse von SELDON und KEY-SERLINGK (1978) hingegen korrelierten eher mit der allgemeinen Hirnmorphologie bzw. den Hirnachsen. Die Beziehung zwischen tangentialer Struktur und funktioneller Topographie ist also bisher nur ansatzweise geklärt worden.

1.2 Problemstellung

Aufgabe der vorliegenden Arbeit war die Erforschung der tangentialen Organisation neuronaler Fortsätze im Neocortex der Ratte mit quantitativen Methoden. Wir haben daher in den funktionell unterschiedlich gegliederten Areae 3, 4 und 10 Messungen der Verlaufsrichtungen von Dendriten und Axonen und ihre statistische Auswertung vorgenommen.

Im einzelnen wollten wir folgende Fragen klären:

Ist die tangentiale Verteilung der Fortsätze homogen, oder kann die Existenz von Vorzugsrichtungen bestätigt werden?

Bestehen signifikante Unterschiede der Verlaufsrichtungen

- von Dendriten und Axonen,
- von primären Dendriten und Endsegmenten,
- in den einzelnen Laminae,
- in den differenten Areae oder
- in den homologen Areae beider Hemisphären?

Zeigen die Dendritenfelder von Pyramidenzellen und Sternzellen unterschiedliche tangential Orientierungen?

Läßt sich aus den Befunden eine Beziehung zur funktionellen Organisation oder auch zur Morphogenese ableiten?

1.3 Topographie, Funktion und Zytoarchitektonik der untersuchten Rindengebiete

Im phylogenetisch vergleichsweise gering differenzierten, lissencephalen Cortex der Ratte nehmen die primären motorischen und somatosensorischen Projektionsgebiete einen großen Teil der Frontal- und Parietalregion ein (s. Abb. 1, S.13):

Die motorische Rinde umfaßt die Areae 4, 6 und 8 sowie die laterale Hälfte der Area 10 (KRIEG, 1946; DONOGHUE und WISE, 1982), die somatosensorische die Areae 1, 2 und 3 sowie partiell die Felder 7 und 40 (WELKER, C., 1971).

WOOLSEY, C.N. (1958) hat die somatotopische Gliederung beider Regionen in Form separater, spiegelbildlich angeordneter "rattunculi" dargestellt. Dieses Konzept ist durch die neueren elektrophysiologischen Untersuchungen von HALL und LINDHOLM (1974), die funktionelle Überlappungen in den Extremitätenfeldern nachweisen konnten, modifiziert worden.

Area 3

Die im dorsomedialen Teil der Regio parietalis gelegene Area 3 ist das somatosensorische Projektionsfeld (Sm I) der

vorderen Extremität (bis etwa zur Handwurzel) und des angrenzenden Stammbereiches. Die distalen Extremitätenpartien sind rostral, die proximalen intermediär und der Stamm am weitesten kaudal lokalisiert (WELKER, C., 1971; HALL und LINDHOLM, 1974).

Die spezifischen Afferenzen dieses Gebietes entstammen im wesentlichen dem ventrobasalen Thalamuskern und dem posterioren Kernkomplex (DONOGHUE et al. 1979; Literaturübersicht bei CAVINESS und FROST, 1980).

Zytoarchitektonisch zeigt die Area 3 die deutlichste Schichtengliederung der parietalen Felder, eine sehr dichte Lamina granularis interna und zahlreiche große Pyramidenzellen in der Lamina V (KRIEG, 1946).

Area 4

In diesem Feld ist die hintere Extremität repräsentiert: wie in der lateral angrenzenden Area 3 liegen die distalen Extremitätenabschnitte rostral, die proximalen weiter kaudal (WELKER, C., 1971).

Eine Besonderheit der Area 4 stellt jedoch das Phänomen des "essentially complete overlap of sensory and motor representations" dar (HALL und LINDHOLM, 1974). DONOGHUE et al. (1979) haben für diesen Rindentyp, in dem primäre motorische (Ms I) und somatosensorische (Sm I) Projektionen gleichwertig und nahezu kongruent in einem gemeinsamen Areal angesiedelt sind, die Bezeichnung "somatic sensory-motor cortex" (SSM) geprägt und thalamische Afferenzen sowohl vom ventrobasalen als auch vom ventrolateralen Kern nachweisen können.

Auch zytoarchitektonisch zeigt die Area 4 Merkmale beider Rindentypen: die Lamina V ist zwar dünner als die der anderen motorischen Felder, enthält aber größere und dichter gepackte Pyramidenzellen; die Lamina IV ist ähnlich gut ausgebildet wie im angrenzenden parietalen Cortex (KRIEG, 1946).

Area 10

Diese Area erstreckt sich über den gesamten Frontalpol und ist in zwei funktionell unterschiedliche Abschnitte gegliedert:

Der mediale Anteil, auf den hier nicht näher eingegangen werden soll, kann der sekundären motorischen Rinde (Ms II) zugerechnet werden (DONOGHUE und WISE, 1982).

Das von uns untersuchte, laterale Teilgebiet gehört zum primären motorischen Cortex (Ms I), in ihm sind die Vibrissae, die Tasthaare der Schnauze lokalisiert (HALL und LINDHOLM, 1974).

Die thalamischen Afferenzen dieser Region haben ihren Ursprung vorwiegend im ventrolateralen und ventromedialen Kern (DONOGHUE et al., 1979).

Zytoarchitektonisch ist die laterale Area 10 charakterisiert durch eine sehr stark ausgebildete Lamina V mit mittelgroßen Pyramidenzellen, relativ dünne Schichten I -IV und die größte Gesamtdicke aller Rindenfelder (KRIEG, 1946).

2. Material und Methoden

2.1 Präparation und histologische Techniken

Als Versuchstiere dienten uns insgesamt 16 adulte Norwegische Ratten beider Geschlechter mit einem Körpergewicht von 220 - 300 g.

Die Tiere wurden in tiefer Pentobarbital (Nembutal^R)-Anästhesie nach intrakardialer Injektion von 1 ml Natriumnitrit 1% und 0.1 ml Heparin etwa 15 Minuten lang mit 500 ml einer Fixierlösung, bestehend aus 1%igem Glutaraldehyd und 1%igem Formaldehyd in 0.12 M Phosphatpuffer mit 0.02 mM Kalziumchlorid, transkardial perfundiert und anschließend dekapiert.

Nach Eröffnung der dorsalen Schädelkalotte und 24-stündiger Nachfixierung in der gleichen Lösung wurden die Areae 3, 4 und 10 beider Hemisphären mit Hilfe eines stereotaktischen Gerätes der Firma LPC, France, und eines Retina-Skalpells entnommen.

Die hierzu erforderlichen Koordinaten entwickelten wir in enger Anlehnung an Hirnkarten der Albinoratte von KRIEG (1946) (s. Abb. 1), wobei wegen des präparatorischen Vorgehens nicht, wie sonst allgemein üblich, das knöcherne Bregma als Bezugspunkt dienen konnte. Statt seiner wurde der Schnittpunkt der Fissura longitudinalis cerebri mit einer senkrecht zu ihr durch den vordersten Punkt des Frontalpols verlaufenden Projektionslinie verwendet.

Die so gewonnenen, rechteckigen Gewebeblöcke von 2 - 4 mm Kantenlänge unterzogen wir einer modifizierten Golgi-Rapid-Imprägnation (4 Tage Chromierung mit 2.33%igem Kalium-

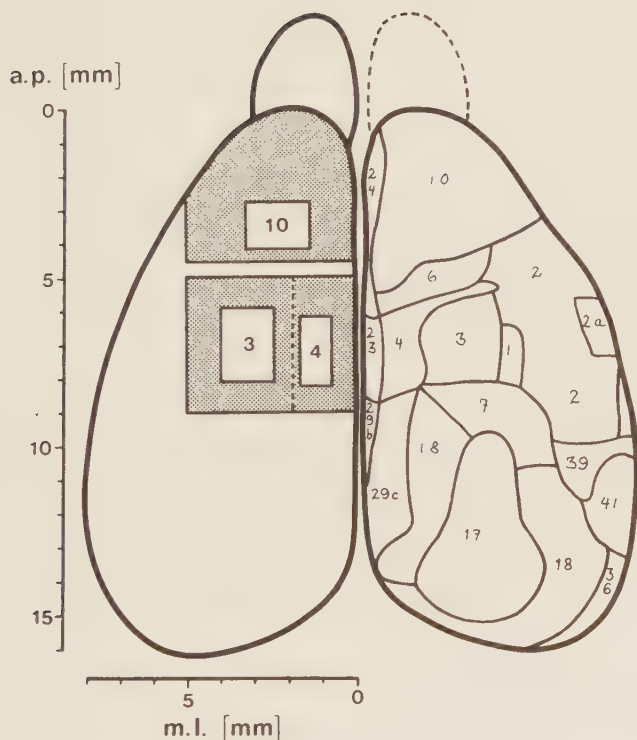


Abb. 1 Schematische Dorsalansicht eines Rattengroßhirns mit Lage und Ausdehnung der Areae 3, 4 und 10.

Die rechte Hemisphäre zeigt die dieser Arbeit zugrunde liegende corticale Arealgliederung von KRIEG (1946) in einer Reproduktion der Originalabbildung. In die Darstellung der linken Hemisphäre sind die stereotaktisch entnommenen Gewebestücke als punktierte Felder, die Orte der eigentlichen Auswertung als weiße Bezirke eingetragen. Die Koordinaten der a.p.-Achse finden sich am linken, die der m.l.-(mediolateralen) Achse am unteren Bildrand.

dichromat und 0.4%igem Osmiumtetroxyd, 1 Tag Schwermetall-imprägnation mit 0.75%igem Silbernitrat), betteten sie, nach Entwässerung in der aufsteigenden Alkoholreihe, in Celloidin ein und fertigten anschließend 75 µm dicke, tangentielle Serienschnitte an.

Dabei orientierten wir die Blöcke so, daß die kleinen Gefäßäste piaarachnoidalen Ursprungs möglichst durch die gesamte Schnittdicke kreisförmig zur Darstellung kamen, denn diese verlaufen gewöhnlich annähernd senkrecht zur Hirnoberfläche (ZEMAN und INNES, 1963).

Die optimal imprägnierten und geschnittenen Cortices dreier Versuchstiere wurden schließlich für die Auswertung herangezogen; Frontalschnitte zweier weiterer Ratten dienten dem Vergleich von Cortextiefe und laminärer Gliederung der zu untersuchenden Areale. Da die Grenze zwischen den Laminae II und III nicht eindeutig zu bestimmen ist, wurden die Ergebnisse beider Schichten zusammengefaßt.

2.2 Aufbau des Meßsystems

Bei unseren Messungen bedienten wir uns eines elektronischen Auswerte-Systems für die quantitative Bildanalyse (MOP Digiplan 02).

Das Gerät besteht aus einer Zähl- und Speichereinheit mit digitaler Anzeige, einer Eingabetastatur (zur Wahl der Meßparameter, Programmierung von Faktoren, Kennzahlen etc.), einem X-Y-Tablett und einem markierenden Auswertestift. Es arbeitet nach dem Prinzip der Laufzeit-Messung von magnetostriktiven Wellen und hat, bei einer Meßfeldgröße von 28 x 28 cm, ein Auflösungsvermögen von 0.2 mm. Bei einmaliger Berührung der Tablettoberfläche mit dem Stift werden absolute, auf den definierten Nullpunkt des

Meßfeldes bezogene X-Y-Koordinaten ermittelt, bei Translationsbewegungen errechnet ein Mikroprozessor die tatsächlich zurückgelegte Strecke in absoluten Längeneinheiten.

Für den Meßvorgang wurde das Tablett unter dem offenen Ende eines Mikroskop-Zeichentubus (Leitz) fest installiert und mit dünnem Zeichenpapier beklebt. Zunächst wurde von jedem Schnitt die mediale Kante erfaßt, die wir als absolute a.p.-Verlaufsrichtung definierten und die später als Referenzlinie für die Berechnung der Orientierung der einzelnen Fortsätze in der Tangentialebene diente. Pro Schnitt wurden dann etwa 300 neuronale Fortsätze nachgezeichnet, was Mehrfachmessungen ein und desselben Fortsatzes ausschloß. Die Ursprungs- und Endkoordinaten der Fortsätze und die, durch Eingabe eines Vergrößerungsfaktors automatisch in Mikrometer umgerechneten, zugehörigen Längenwerte wurden über ein Interface direkt in einen Computer mit Plattenspeicher gegeben (HP 21 MXE).

2.3 Morphometrische Prinzipien

Messungen erfolgten ausschließlich in exakt tangential geschnittenen Bezirken, d.h. die peripheren Anteile jedes Schnittes blieben unberücksichtigt.

Drei unterschiedliche, große Fortsatzgruppen wurden erfaßt: Axone, nicht-zellverbundene Dendriten und zellverbundene Dendriten.

Bei den ersten beiden Gruppen, deren Ursprungszellen im jeweiligen Schnitt nicht lokalisiert werden konnten, teilten wir das Gesichtsfeld zur Vermeidung einer Selektion durch den Untersucher in acht Kreissegmente, die in festge-

legter Reihenfolge ausgewertet wurden, bis der geplante Stichprobenumfang erreicht war.

Die zellverbundenen Dendriten wurden stets vom Perikaryon ausgehend in zentrifugaler Richtung vermessen. Ihre Verzweigungen waren fast ausnahmslos dichotom mit einer deutlichen Kaliberabnahme der Dendritensegmente höherer Ordnungszahl.

Alle Dendriten bzw. Dendritensegmente wurden einer der folgenden Kategorien zugeordnet:

Kat. 0 : nicht-zellverbundener Dendrit

" 1 : primärer Dendrit einer nicht identifizierten Zelle

" 2 : sekundärer - " -

" 3 : tertiärer - " -

" 11: primärer Dendrit einer Pyramidenzelle

" 12: sekundärer - " -

" 13: tertiärer - " -

" 21: primärer Dendrit einer Sternzelle

" 22: sekundärer - " -

" 23: tertiärer - " -

" 99: Summe der Kategorien 0 - 23

Die tertiären Dendriten schließen jeweils Dendritensegmente noch höherer Ordnungszahl ein.

Die Existenz eines apikalen Dendriten und Spine-Reichtum galten hierbei nach COLONNIER (1964) und WONG (1967) als Merkmale von Pyramidenzellen (s. Abb. 2a und b), das Fehlen

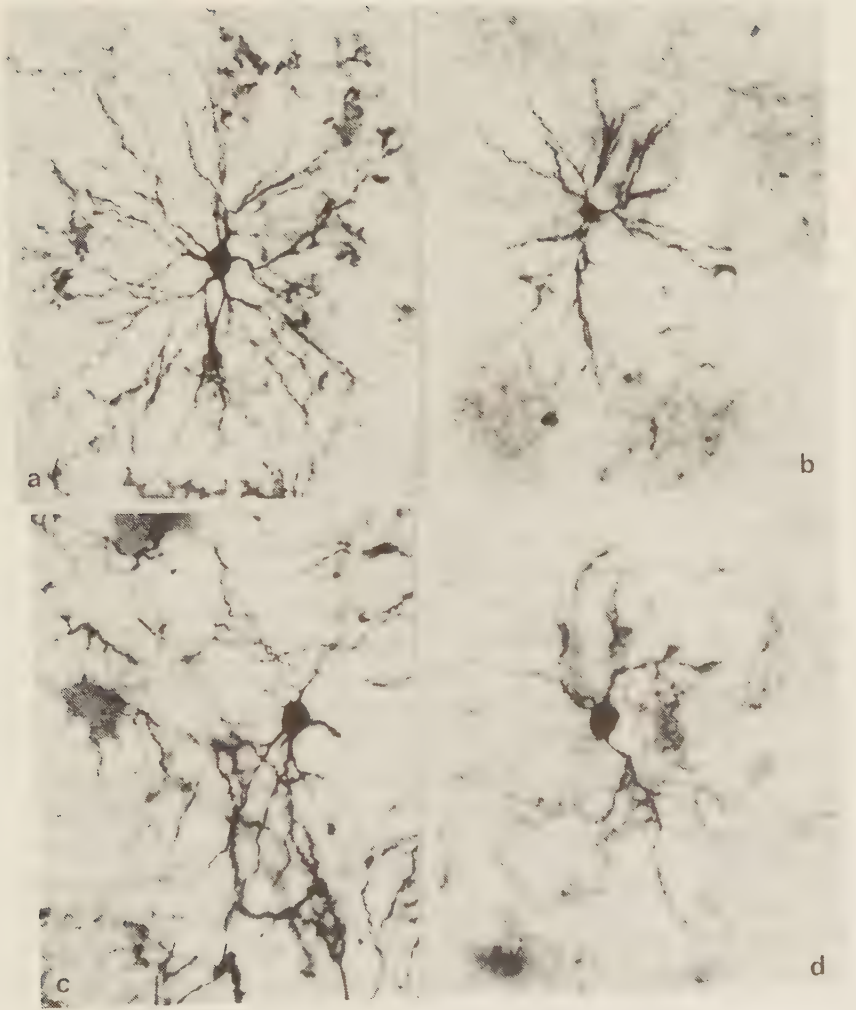


Abb. 2

Dendritenfelder corticaler Neurone in Tangentialschnitten

- a. große Pyramidenzelle der Area 4, Lamina V, x 250
- b. Pyramidenzelle der Area 10, Lamina III, x 200
- c. Sternzelle der Area 3, Lamina IV, x 320
- d. nicht identifizierte Zelle der Area 10, Lamina III, x 260

eines apikalen Dendriten und/oder Spine-Armut bzw. fusiforme Auftreibungen der Fortsätze als Charakteristika von Sternzellen (s. Abb. 2c). Ein von Gebiet zu Gebiet wechselnder Prozentsatz von Zellen war anhand dieser Beurteilungskriterien nicht eindeutig zu identifizieren (s. Abb. 2d), ihre Dendriten wurden daher den Kategorien 1 - 3 zugerechnet. Von einer weiteren Differenzierung innerhalb der heterogenen Gruppe der Sternzellen nahmen wir im übrigen wegen der nicht unerheblichen Problematik einer genaueren Neuronen-Klassifikation in tangentialen Schnitten Abstand.

Allgemein wurden bei den Messungen nur partiell imprägnierte oder stark von Niederschlägen überlagerte Zellen, aber auch solche in unmittelbarer Nachbarschaft von Blutgefäßen weitgehend ausgeklammert. Ganz vollständige Zellen kamen allerdings methodenbedingt selten zur Darstellung; so lagen beispielsweise bei der Mehrzahl der Pyramidenzellen nur Perikaryon und basale Dendriten in einer Schnittebene, der apikale Dendrit war seiner vertikalen Orientierung wegen zumeist schon im Ursprungssegment abgetrennt.

Zur weiteren morphometrischen Aufarbeitung der Dendritenfelder zeichneten wir in jede Abbildung den durch den Zellmittelpunkt verlaufenden, größten Längsdurchmesser und den entsprechenden Querdurchmesser ein. War das Längen/Breiten-Verhältnis ("L/W ratio", COLONNIER, 1964) < 1.5 , so galt das Dendritenfeld als zirkulär und somit nicht orientiert. War der Quotient hingegen ≥ 1.5 , das Feld also oval oder elliptisch, so wurde durch Messung des Winkels zwischen seiner Längsachse und der a.p.-Referenzlinie (s. Abb. 3) die Orientierung der Zelle in der Tangentialebene und damit ihre Zuordnung zu einem definierten Winkelsegment (s.u.) ermittelt. Ferner wurden für jede Zellart Berechnungen des prozentualen Anteils der orientierten Zellen und

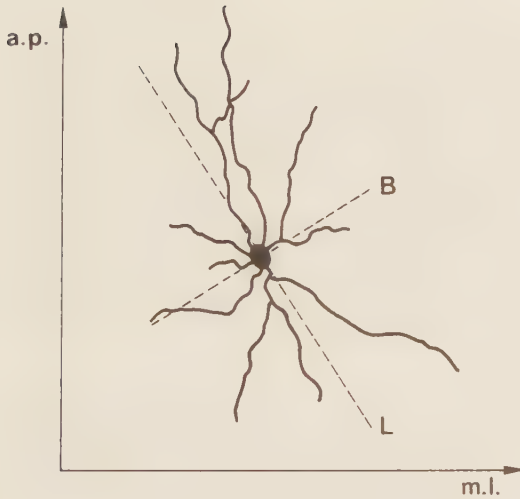


Abb. 3

Camera lucida - Zeichnung eines orientierten Dendritenfeldes L = Längsdurchmesser; B = Breite oder Querdurchmesser

der jeweiligen Maxima, Minima und Durchschnittswerte der Längsdurchmesser ihrer Dendritenfelder vorgenommen.

Auf diese Weise verfahren wir mit 129 Zellen der Area 3, 111 Zellen der Area 4 und 188 Zellen der Area 10; insgesamt wurden also 428 Zellen analysiert. Die Anzahl der gemessenen Fortsätze betrug in der Area 3 9.519, in der Area 4

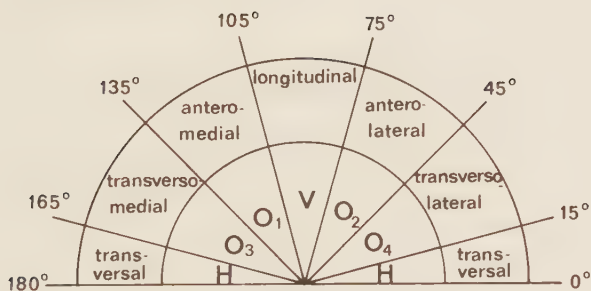
9.427 und in der Area 10 12.114, in den untersuchten Areas zusammen also 31.060 Messungen.

2.4 Definition der Winkelsegmente

Orientiert man die Aufsicht eines Rattenhirns oder eine entsprechende, tangential geschnittene Cortexscheibe in einem cartesischen Koordinatensystem so, daß der Frontalpol nach oben gerichtet ist und die Fissura longitudinalis parallel zur y-Achse verläuft, so entspricht bei der rechten Hemisphäre die mediolaterale Richtung der x-Achse (0°), die posteroantere Achse liegt bei 90° und die lateromediale bei 180° . Bei der linken Hemisphäre sind die Verhältnisse entsprechend spiegelbildlich.

Diesen Winkelbereich von $0 - 180^\circ$ unterteilten wir - nach der Methode und Nomenklatur von COLONNIER (1964) - in 6 Segmente von je 30° (siehe Abb. 4). In dieser Grafik ist den originären Segmentbezeichnungen V (vertikal), H (horizontal) und O 1 - O 4 (obliques) jeweils die von uns bevorzugte, topographisch aussagekräftigere Benennung gegenübergestellt. Diese trägt auch der Tatsache Rechnung, daß in der vorliegenden Arbeit eine seitengesetzte Datenerhebung und -auswertung vorgenommen wurde, wobei zwangsläufig Winkelbereiche und anatomische Segmentbezeichnungen beider Hemisphären differieren. So ist z.B. das Segment O1 der rechten Hemisphäre anteromedial orientiert, das gleichnamige der linken Hemisphäre aber anterolateral. Der besseren Vergleichbarkeit wegen haben wir die Nomenklatur COLONNIERS für die Ausdrucke unserer Ergebnisse beibehalten, sie bei der Beschreibung der Befunde aber durch unsere funktionelleren Bezeichnungen ergänzt.

re. Hemisphäre



li. Hemisphäre

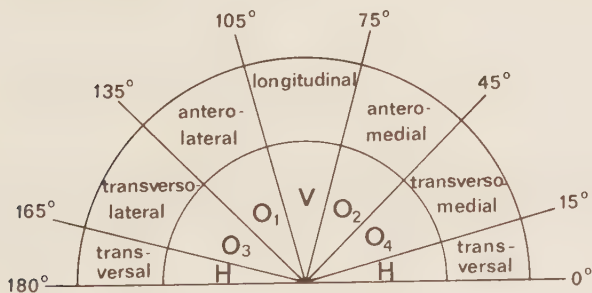


Abb. 4

Tangentiale Winkeleinteilung und Segmentbezeichnungen

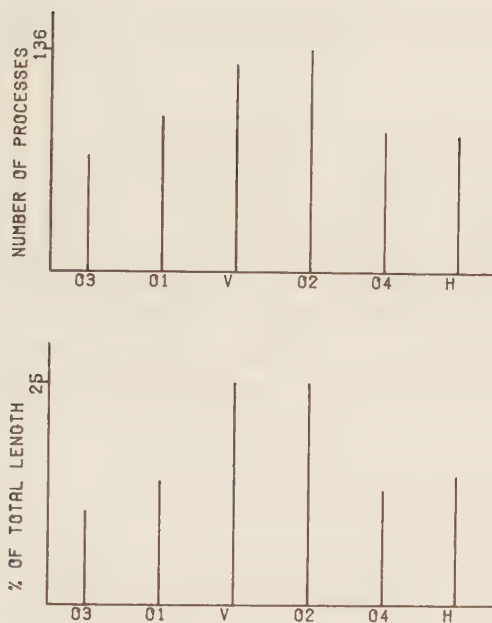
2.5 Computer-Auswertung und graphische Darstellung der Ergebnisse

Bei der Auswertung der Fortsatzmessungen verwendeten wir ein speziell für diese Arbeit entwickeltes Computerprogramm.

Wie bei den orientierten Dendritenfeldern wurde zunächst von jedem einzelnen Fortsatz die Abweichung seiner Verlaufsrichtung von der Referenzlinie und damit seine Zugehörigkeit zu einem bestimmten Winkelsegment ermittelt.

Dann erfolgte für jede Fortsatzkategorie, Lamina, Area und Hemisphäre getrennt die Berechnung der auf die einzelnen Segmente entfallenden Fortsatz-Anzahl und der -Gesamtlängen (Summen der gemessenen Fortsatz-Längen).

Die Ergebnisse wurden zwei statistischen Testverfahren unterzogen (s.u.) und in Form von Liniendiagrammen direkt von einem HP-Plotter gezeichnet. Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen sind in diesen Diagrammen (s.Abb.5) am Höhenprofil der Linien abzulesen; die maximale Höhe ist jeweils normiert, der entsprechende reale Zahlenwert an der Ordinate vermerkt. Für das Ergebniskapitel wurden aus Raumgründen von insgesamt einigen hundert nur wenige, unmittelbar der Texterläuterung dienende Diagramme ausgewählt.



RAT=5 AR=10R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=599 CHI=33.6
 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

Abb. 5

Beispiel eines Computer-Plots der Häufigkeitsverteilung (oberes Diagramm) und der Gesamtlängenverteilung (unteres Diagramm) neuronaler Fortsätze. Zahlenangaben an den Ordinaten: Anzahl der Fortsätze (136) bzw. prozentualer Anteil an der Gesamtlänge (25) der präferierten Segmente (02 und V); RAT = 5: Nr. der ausgewerteten Datei; AR = 10 R: Area 10 rechts (L = links); SEC = 99: Summe mehrerer Schnitte; DA = 2: Axone (1 = Dendriten); TYP = 0: Kennziffer der Dendritenkategorie, bei Axonen immer = 0; NR = 599: Gesamtzahl der gemessenen Fortsätze; CHI = 33.5: Chi²-Wert der Häufigkeitsverteilung; Zahlen der unteren Legendenzeile: Signifikanzniveaus der t-Tests, zu den Segmenten 03-H gegenseitig angeordnet.

2.6 Interpretation der Diagramme und Signifikanzprüfung

Gesamtlängenverteilung (unteres Diagramm):

Von einer Vorzugsrichtung (VZR) sprechen wir, wenn bei einer deutlichen Ungleichverteilung auf die sechs Winkelbereiche mindestens 20% der gemessenen Gesamtlänge auf ein Winkelsegment entfallen. Sind mehrere, nebeneinander liegende Segmente etwa gleich stark bevorzugt, so liegt ein "VZR-Plateau" vor; an seiner Bildung können bisweilen auch Segmente mit weniger als 20% der Gesamtlänge beteiligt sein.

Häufigkeitsverteilung (oberes Diagramm):

Aus dem Vergleich der Häufigkeitsverteilung mit der Gesamtlängenverteilung ist abzulesen, welchen Anteil an der Entstehung einer Vorzugsrichtung die Anzahl der gemessenen Fortsätze hat. So ist unschwer erkennbar, ob beispielsweise viele Fortsätze geringer oder durchschnittlicher Länge vermessen wurden oder aber wenige Fortsätze großer Länge.

Signifikanzprüfung:

Die Signifikanzprüfung der Häufigkeitsverteilungen erfolgte mit dem Chi-Quadrat-Anpassungstest nach Formulierung der Nullhypothese ("Die Verteilung der zu vermessenden Fortsätze auf die sechs Winkelsegmente entspricht einer Gleichverteilung") und Vorgabe der Irrtumswahrscheinlichkeit $\alpha = 0.025$. Differente Ergebnisse sind folglich als signifikant zu werten, wenn die Wahrscheinlichkeit α für einen Fehler 1. Art nach Ablehnung der Nullhypothese kleiner als $0.025 =$

2.5% ist. Die errechneten χ^2 -Werte sind in der oberen Zeile der Diagramme ausgedruckt.

Mit Hilfe des t-Tests wurde ferner geprüft, ob die Durchschnittslängen der Fortsätze in den einzelnen Winkelsegmenten signifikant von der des jeweiligen Gesamtkollektivs abweichen. Die errechneten Signifikanzniveaus sind in der unteren Zeile der Diagramme ausgedruckt. Dabei bezieht sich der jeweils erste p-Wert auf das Segment H, der zweite auf das Segment O 4 etc., Segmente und zugehörige p-Werte sind in den Diagrammen also (aus programmtechnischen Gründen) gegensinnig angeordnet.

3 Ergebnisse

3.1 Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen der Neuronenfortsätze

3.1.1 Area 3, Axone der rechten Hemisphäre

Die Gesamtlängenverteilungen der Axone zeigen im wesentlichen zwei deutlich bevorzugte Winkelsegmente, nämlich das anterolaterale Segment O 2 und das longitudinale Segment V (s. Abb. 6-11):

So dominiert die anterolaterale Verlaufsrichtung in den Schichten II, III und VI sowie der Schichtensumme (= Summierung der einzelnen Schichten); in der Lamina V bildet sie einen zweiten Gipfel.

Die longitudinale Verlaufsrichtung hingegen ist in den Laminae IV und V präferiert; in der Schicht VI und der Schichtensumme folgt sie der anterolateralen mit nur geringem Abstand.

In der Lamina VI ist zusätzlich zu O 2 und V auch das anteromediale Segment O 1 betont; alle drei Segmente zusammen repräsentieren etwa 60% der gemessenen Fortsatzlänge.

Nur die Lamina I zeigt ein stark abweichendes Verhalten der Gesamtlängenverteilung: hier nimmt das transversolaterale Segment O 4 mit einem Anteil von 43% eine außergewöhnliche Vorrangstellung ein. Dieser Befund erscheint angesichts der nicht-signifikanten Häufigkeitsverteilung und des nur in diesem Segment signifikanten t-Test-Ergebnisses in der weit überdurchschnittlichen Länge der transversolateral orientierten Axone begründet.

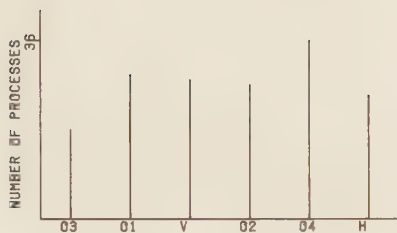
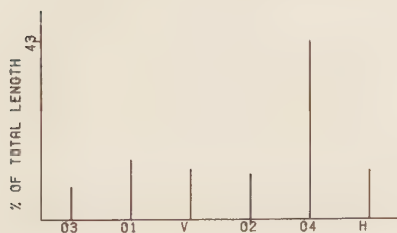


Abb. 6
Axone
Area 3
re. Hemisphäre
Lamina I



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=163 CHI=6.3
0.40 0.01 0.90 0.80 0.20 0.80

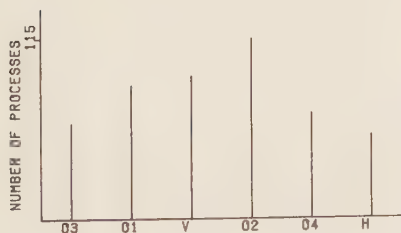
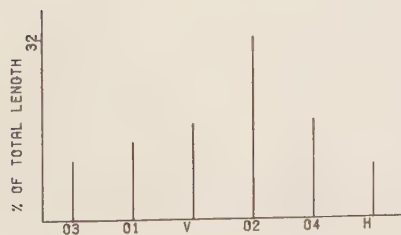


Abb. 7
Axone
Area 3
re. Hemisphäre
Laminae II+III



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=472 CHI=33.3
0.01 0.01 0.01 0.01 0.10 0.02

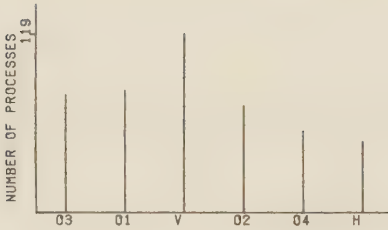


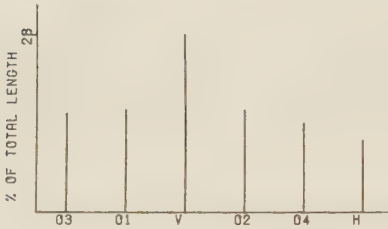
Abb. 8

Axone

Area 3

re. Hemisphäre

Lamina IV



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=450 CHI=43.0
 0.20 0.02 0.40 0.10 0.60 0.60

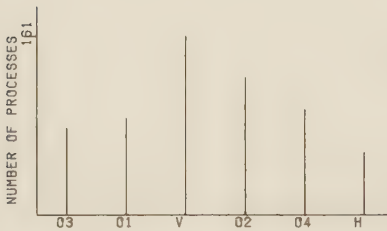


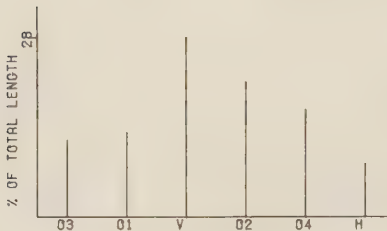
Abb. 9

Axone

Area 3

re. Hemisphäre

Lamina V



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=601 CHI=69.0
 0.60 0.20 0.30 0.10 0.80 0.90

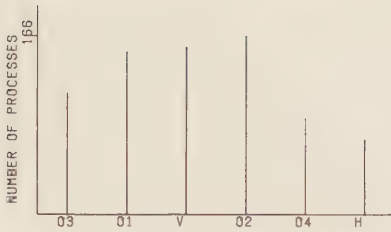
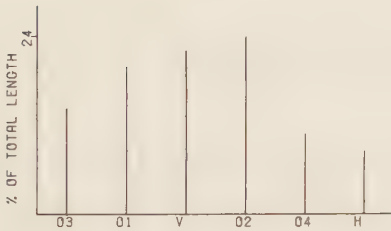


Abb. 10
Axone
Area 3
re. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=745 CHI=62.3
0.20 0.20 0.01 0.01 0.01 0.01

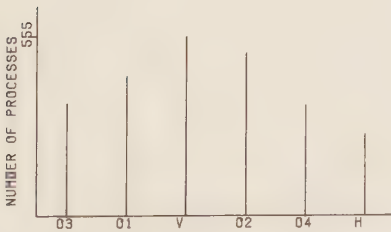
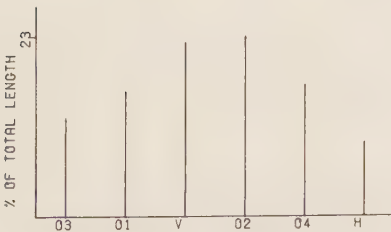


Abb. 11
Axone
Area 3
re. Hemisphäre
Laminae I-VI



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=2431 CHI=157.8
0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.05

Mit Ausnahme der Schicht I sind in allen Laminae signifikante Ergebnisse der χ^2 -Tests ($p < 0.001$) und eine weitgehende Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen zu verzeichnen. Die Durchschnittslängen der Axone in den bevorzugten Segmenten weichen - bis auf die der Laminae IV und V - signifikant von der des Gesamtkollektivs ab (vgl. die entsprechenden p-Werte).

3.1.2 Area 3, Axone der linken Hemisphäre

Hier sind wieder überwiegend die longitudinale und die anterolaterale Verlaufsrichtung bevorzugt, in einigen Schichten aber zusätzlich auch die transversolaterale und die anteromediale Richtung (s. Abb.12-17):

So präferieren die Axone dieser Region in der Regel nicht einzelne Segmente, sondern größere Winkelbereiche. Diese umfassen meist drei relativ gleichwertige, benachbarte Segmente, deren gemeinsamer Anteil an der Gesamtlänge der gemessenen Fortsätze ziemlich konstant bei etwa 60% liegt.

In den Laminae I - IV bilden das longitudinale, das anterolaterale und das transversolaterale Segment ein VZR-Plateau. In der Lamine VI und der Schichtensumme ist das Plateau um 30° nach medial verschoben und umfaßt hier das anterolaterale, das longitudinale und das anteromediale Segment. In der Schicht V sind nur zwei Segmente, nämlich das longitudinale und das anteromediale, bevorzugt.

Mit Ausnahme der Lamine I (Signifikanzniveau 5%) sind die Ergebnisse der χ^2 -Tests signifikant ($p < 0.001$), desgleichen die der t-Tests. Mit geringfügigen Abweichungen in den Schichten IV und VI besteht eine gute Korrespondenz zwischen den Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen.

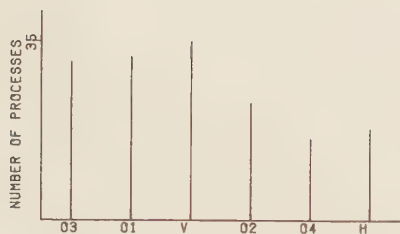
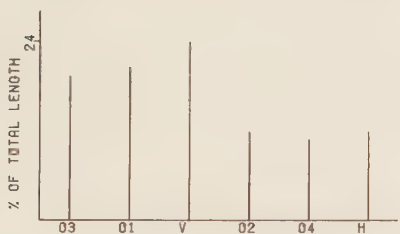


Abb. 12
Axone
Area 3
li. Hemisphäre
Lamina I



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=155 CHI=12.2
0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

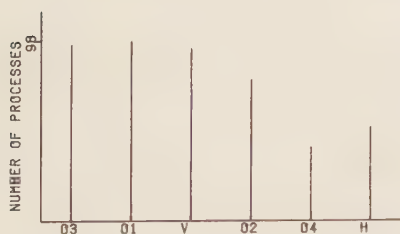
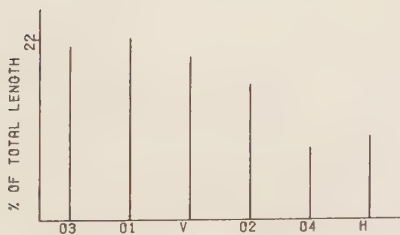


Abb. 13
Axone
Area 3
li. Hemisphäre
Laminae II+III



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=456 CHI=41.2
0.05 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

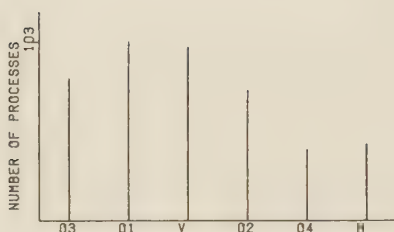


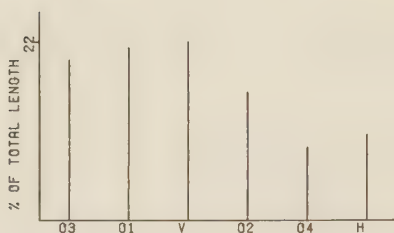
Abb. 14

Axone

Area 3

li. Hemisphäre

Lamina IV



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=445 CHI=48.1
 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

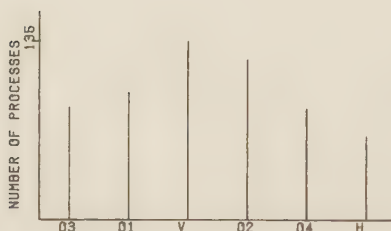


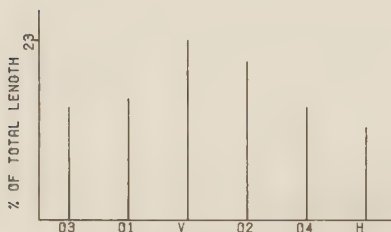
Abb. 15

Axone

Area 3

li. Hemisphäre

Lamina V



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=584 CHI=35.8
 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

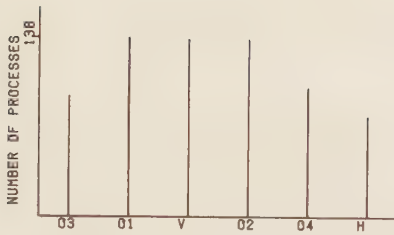


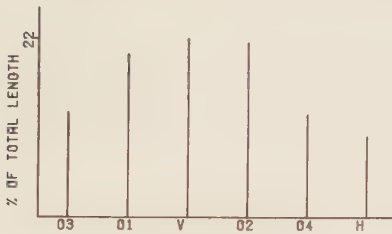
Abb. 16

Axone

Area 3

li. Hemisphäre

Lamina VI



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=683 CHI=31.3
 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

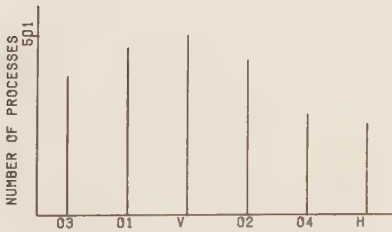


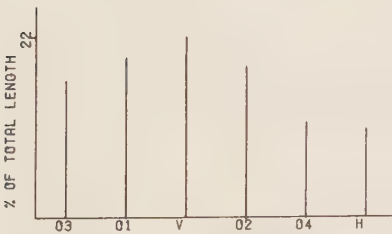
Abb. 17

Axone

Area 3

li. Hemisphäre

Laminae I-VI



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=2323 CHI=130.3
 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

3.1.3 Area 3, Axone im Hemisphärenvergleich

In beiden Hemisphären sind vorwiegend die longitudinale und die anterolaterale Verlaufsrichtung bevorzugt. Auch unter Berücksichtigung der zusätzlichen Betonung des transversolateralen und des anteromedialen Winkelsegmentes in der linken Hemisphäre und der diskrepanten Befunde beider Laminae I, ist die grundsätzliche Tendenz einer spiegelsymmetrischen Anordnung der axonalen Vorzugsrichtungen beider Hemisphären festzustellen. Die Anzahl der signifikanten χ^2 -Test-Ergebnisse ist in beiden Hemisphären gleich hoch.

3.1.4 Area 3, Dendriten der rechten Hemisphäre

Bei den Dendriten werden zunächst die Ergebnisse der Kategorie 99, also der Summe aller Dendritenkategorien, in den einzelnen Laminae und der Schichtensumme beschrieben. Dann erfolgt die Darstellung abweichender Befunde bei den nichtzellverbundenen Dendriten der Kategorie 0. Die Kategorien 1 - 23 (primäre, sekundäre und tertiäre Dendriten der einzelnen Neuronentypen) werden nur auf die Schichtensumme bezogen analysiert, da ihre Anzahl pro Einzelschicht zu gering ist, um statistisch valide Aussagen zu treffen. Der Übersichtlichkeit halber sind diese Ergebnisse - wie auch die des Vergleichs primärer und tertiärer Dendriten - in tabellarischer Form zusammengefaßt; auf eine detaillierte Beschreibung der Befunde wurde verzichtet.

Kategorie 99

Die Gesamtlängenverteilungen bieten in nahezu allen Schichten sehr ähnliche Bilder (s. Abb. 18 - 24):

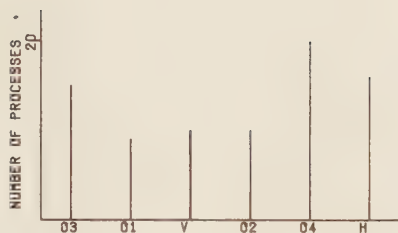
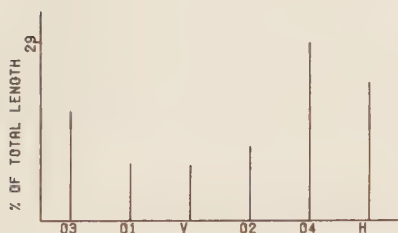


Abb. 18
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
re. Hemisphäre
Lamina I



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=80 CHI=7.2
0.05 0.01 0.60 0.70 0.90 0.60

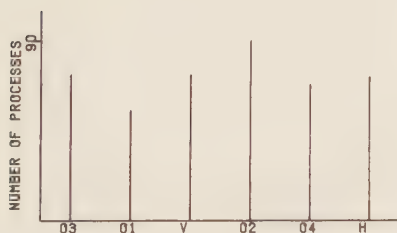
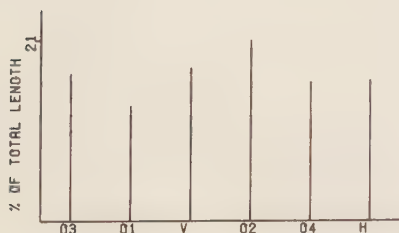


Abb. 19
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
re. Hemisphäre
Laminae II+III



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=431 CHI=8.8
0.20 0.10 0.10 0.05 0.05 0.10

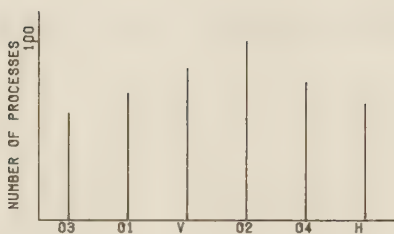
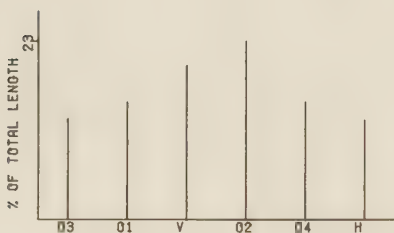


Abb. 20
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
re. Hemisphäre
Lamina IV



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=458 CHI=13.9
0.50 0.50 0.01 0.01 0.10 0.10

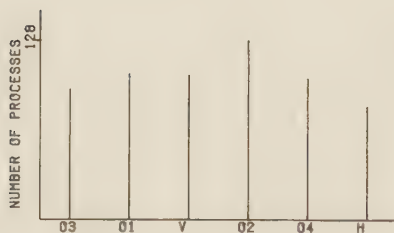
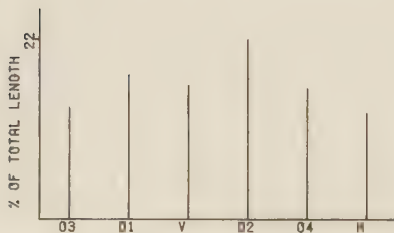


Abb. 21
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
re. Hemisphäre
Lamina V



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=610 CHI=11.8
0.20 0.20 0.01 0.20 0.01 0.90

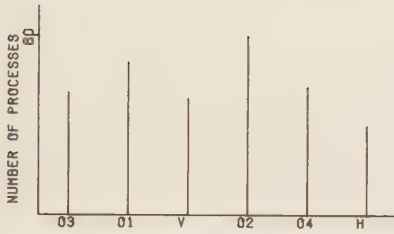
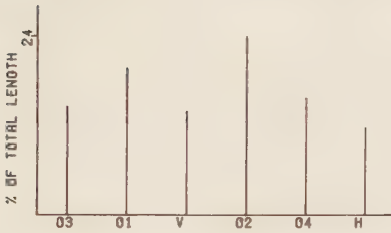


Abb. 22
Dendriten
Kategorie 0
Area 3
re. Hemisphäre
Lamina V



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=264 CHI=12.2
0.05 0.10 0.01 0.20 0.01 0.20

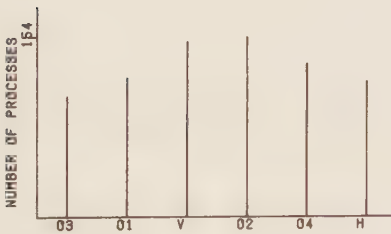
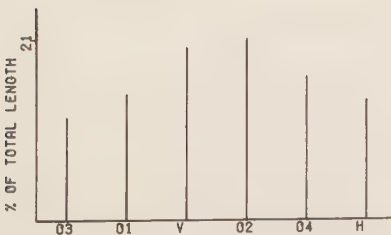


Abb. 23
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
re. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=773 CHI=15.6
0.02 0.01 0.01 0.01 0.01 0.10

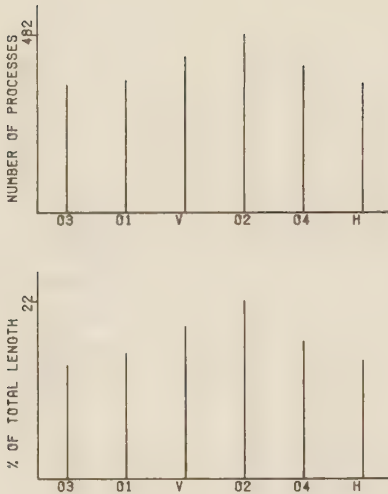


Abb. 24
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
re. Hemisphäre
Laminae I-VII

RAT=11 AR=3 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=2352 CHI=36.2
0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

Deutlich bevorzugt ist die anterolaterale Verlaufsrichtung, und zwar mit Ausnahme der Lamina I in allen Schichten und der Schichtensumme. In den Laminae IV und VI und der Schichtensumme ist ihr die longitudinale Richtung nahezu gleichwertig.

In der Lamina I finden sich deutliche Abweichungen zugunsten der Segmente O 4 und H, hier sind also der transversolaterale und transversale Winkelbereich präferiert.

Die Laminae IV und VI sowie die Schichtensumme weisen signifikante Ergebnisse der χ^2 -Tests ($p < 0.025$ bis < 0.001) auf; mit Ausnahme der Schichten II und III sind die t-Test-Ergebnisse der bevorzugten Segmente ebenfalls signifikant. Es besteht in allen Schichten eine gute Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen.

Kategorie 0

Hier ergeben sich nur geringe Abweichungen von den Ergebnissen der Kategorie 99: In der Lamina V ist eine zusätzliche Betonung des anteromedialen Segmentes O 1 zu beobachten, in der Lamina VI sind die Segmente V und O 2 gleichrangig bevorzugt. Die Befunde der Lamina I sind identisch, hier wurden ausschließlich nicht-zellverbundene Dendriten vermessen.

Bei guter Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen und der Ergebnisse der t-Tests ist nur das χ^2 -Test-Ergebnis der Schichtensumme signifikant ($p < 0.01$).

Kategorien 1 - 23

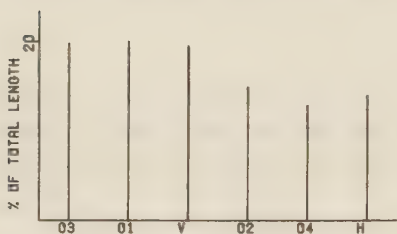
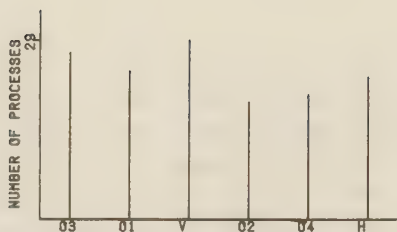
Die Ergebnisse sind in der Tabelle 1, der Vergleich der primären und tertiären Dendriten ist in der Tabelle 2 dargestellt (s.S. 47 u. 48).

3.1.5 Area 3, Dendriten der linken Hemisphäre

Kategorie 99

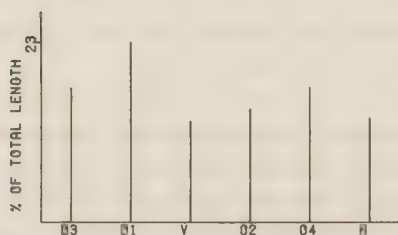
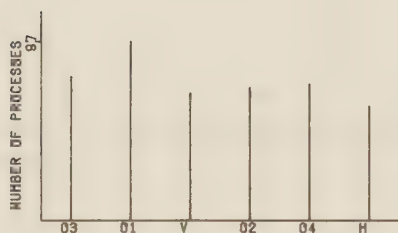
Hier ist in der Mehrzahl der Schichten die Bildung von VZR-Plateaus zu beobachten (s. Abb. 25-33):

So sind in der Lamina I die anterolaterale, die longitudinale und die transversolaterale Verlaufsrichtung etwa gleich stark präferiert. In den Schichten IV und V sowie der Schichtensumme ist das anterolaterale, in der Lamina VI das longitudinale Segment gegenüber den beiden anderen stärker bevorzugt.



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=142 CHI=3.2
0.20 0.40 0.90 0.50 0.50 0.90

Abb. 25
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
li. Hemisphäre
Lamina I



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=452 CHI=9.4
0.60 0.10 0.90 0.40 0.05 0.40

Abb. 26
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
li. Hemisphäre
Laminae II+III

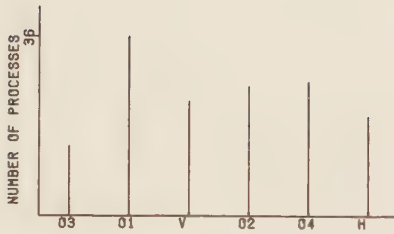
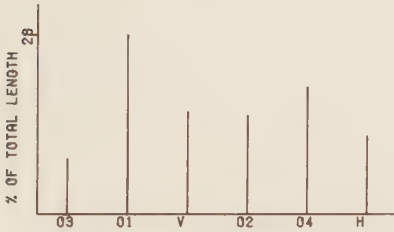


Abb. 27
Dendriten
Kategorie 0
Area 3
li. Hemisphäre
Laminae II+III



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=146 CHI=11.2
0.90 0.10 0.90 0.30 0.02 0.90

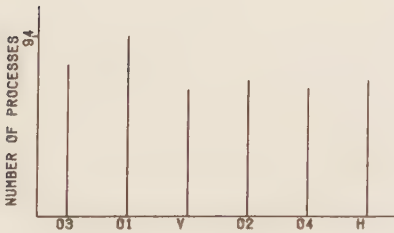
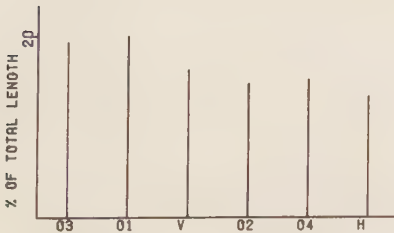


Abb. 28
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
li. Hemisphäre
Lamina IV



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=448 CHI=7.4
0.30 0.30 0.90 0.05 0.80 0.05

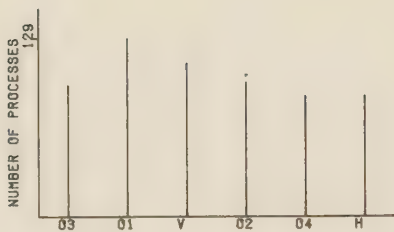
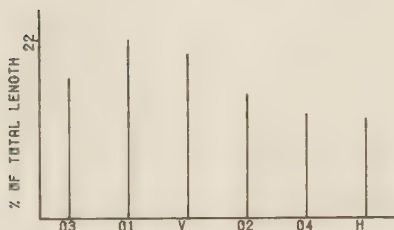


Abb. 29
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
li. Hemisphäre
Lamina V



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=606 CHI=13.1
0.30 0.10 0.01 0.01 0.01 0.01

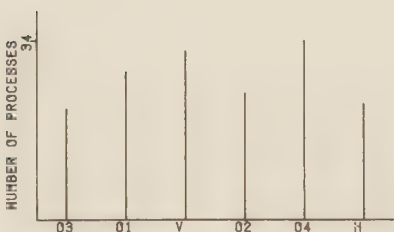
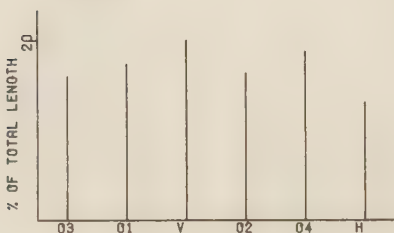


Abb. 30
Dendriten
Kategorie 0
Area 3
li. Hemisphäre
Lamina V



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=161 CHI=5.4
0.05 0.10 0.01 0.01 0.01 0.01

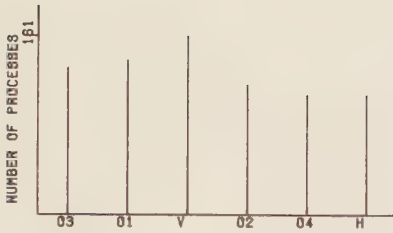
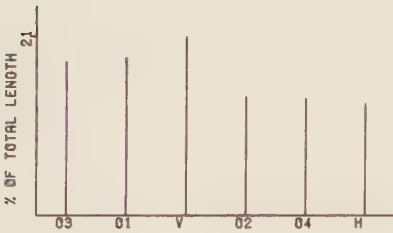


Abb. 31
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
li. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=765 CHI=16.8
0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

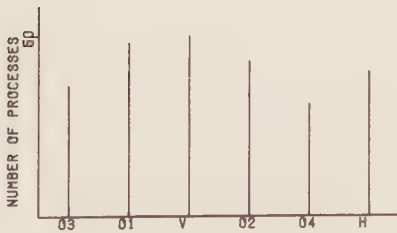
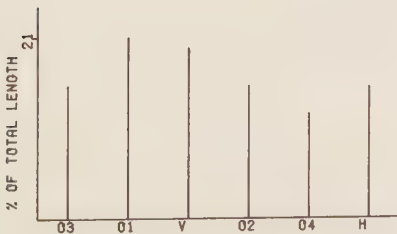


Abb. 32
Dendriten
Kategorie 0
Area 3
li. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=248 CHI=6.3
0.10 0.10 0.20 0.02 0.01 0.01

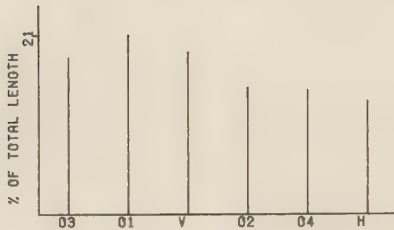
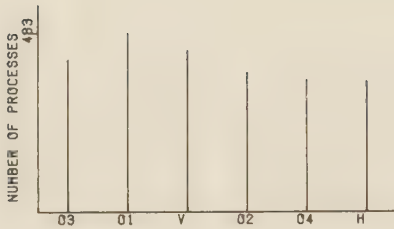


Abb. 33
Dendriten
Kategorie 99
Area 3
li. Hemisphäre
Laminae I-VI

RAT=11 AR=3 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=2413 CHI=32.8
0.10 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

In den Laminae II und III hingegen ist primär die antero-laterale Verlaufsrichtung präferiert, zusätzlich betont sind hier das transversolaterale Segment O 3 und das transversomediale Segment O 4.

Die Ergebnisse der t-Tests der Laminae V und VI und der Schichtensumme sind signifikant, desgleichen die der entsprechenden Chi²-Tests ($p < 0.025$ bis < 0.001). Es besteht eine mäßige bis gute Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen in allen Schichten.

Kategorie 0

Abweichungen von den Ergebnissen der Kategorie 99 sind im wesentlichen in vier Schichten festzustellen:

In den Laminae II und III ist das anterolaterale Segment O 1 noch klarer präferiert, dagegen tritt das transversolaterale Segment O 3 deutlich in den Hintergrund. In der Lamina V ist eine Verschiebung der Rangfolge zugunsten des longitudinalen Segmentes unter zusätzlicher Betonung des transversomedialen Verlaufs zu beobachten. In der Lamina VI ist das Segment O 1 vor dem Segment V präferiert.

In der Lamina I wurden ausschließlich Dendriten der Kategorie 0, in der Schicht IV nur zellverbundene Dendriten erfaßt.

Bei guter Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen finden sich signifikante χ^2 -Test-Ergebnisse in keiner der Schichten, signifikante Ergebnisse der t-Tests nur in den Laminae V und VI sowie der Schichtensumme.

Kategorien 1 - 23

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 1, der Vergleich der primären und tertiären Dendriten ist in der Tabelle 2 dargestellt (s.S. 47 u. 48).

3.1.6 Area 3, Dendriten im Hemisphärenvergleich

Kategorie 99:

Auch hier ist eine Tendenz zu spiegelsymmetrischer Anordnung der bevorzugten Winkelbereiche zu erkennen:

Präferiert sind jeweils die anterolaterale und die longitudinale Verlaufsrichtung. Die in der linken Hemisphäre

anzutreffende, zusätzliche Bevorzugung der transversolateralen Richtung findet allerdings auf der rechten Seite keine unmittelbare Entsprechung. So steht hier einem linksseitigen, breiteren Winkelbereich eine stärker umschriebene, bevorzugte Orientierung in der rechten Hemisphäre gegenüber.

Dieser Tendenz folgt auch die Gesamtlängenverteilung der Dendriten der Laminae I. Dem "lateralen" VZR-Plateau der linken Hemisphäre ähnlich, existiert auf der kontralateralen Seite ein prägnanter, um 30° nach lateral verschobener Doppelgipfel, gebildet aus dem transversolateralen und dem transversalen Winkelsegment.

Kategorie 0

In den Laminae I - III, VI und den Schichtensummen sind mäßige Entsprechung bzw. Spiegelbildlichkeit der Ergebnisse beider Hemisphären zu verzeichnen. Die Laminae IV sind -wie bereits erwähnt - wegen der differenten Fortsatzkategorien nicht direkt miteinander vergleichbar. In den Laminae V stehen sich beidseits recht heterogene Gesamtlängenverteilungen gegenüber.

Häufigkeitsverteilungen

Bei der Dendritenkategorie 99 ist die Anzahl der signifikanten Ergebnisse der χ^2 -Tests beider Hemisphären gleich groß; bei der Kategorie 0 ist rechts nur in der Schichtensumme, links hingegen in keiner Schicht ein signifikantes Ergebnis zu verzeichnen.

Vorbemerkungen zu den Tabellen 1 - 6:

Anteile an der gemessenen Gesamtlänge von $\geq 20\%$ in einem Winkelsegment sind durch einen Punkt gekennzeichnet, solche von $\geq 25\%$ durch zwei Punkte. Abweichend von der Beschreibung der Befunde bei den Dendritenkategorien 0 und 99, sind an der Bildung von VZR-Plateaus mit weniger als 20% beteiligte, oder zusätzlich betonte Segmente in den Tabellen nicht verzeichnet. Findet sich in einer Reihe überhaupt kein Punkt, so wurde die entsprechende Fortsatzkategorie entweder gar nicht oder in so geringer Zahl vermessen, daß eine Berechnung der auf die einzelnen Winkelsegmente entfallenden prozentualen Anteile nicht erfolgte. Eine homogene Verteilung liegt vor, wenn auf keines der Segmente mehr als 19% der Fortsatzlänge entfallen. Signifikante χ^2 -Test-Ergebnisse sind in der entsprechenden Spalte mit einem Punkt oder (bei $p < 0.001$) mit zwei Punkten markiert.

AREA 3 LAMINA II-VI

LINKS

RECHTS

Typ	χ^2	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H	χ^2	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H
0				•				•				•		
1			•	•	•							•		
2	••	•	•	•								••		
3				•						•		•		
11				•	•						•			
12		•										homogene V.		
13		homogene V.									•	•		
21			••	•										••
22			••			•					•			
23		•					•					•	•	
99	••		•					••				•		

Tabelle 1 Vorzugsrichtungen der Dendritenkategorien 0 - 99
in der Area 3, Schichtensumme

AREA 3

		LINKS							RECHTS						
Lamina	Typ	X ²	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H	X ²	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H
II+III	1	••		•											
	3	homogene V.													
	11	•		••						•		•			
	13	•	•							•		•			
	21														
	23														
IV	1			•	••										
	3						•								
	11			•						•	•				
	13		•									••			
	21			••	•										
	23			•		••	••								
V	1		•		•							•	•		
	3		•	••									•		
	11			••	••							•			
	13				•							•	•		
	21			••		•					•	•	•		
	23				•	••				•		•		••	
VI	1			•	•					•		•			
	3	•	•		•					•		•			
	11									•		•			
	13		•		••						••		•		
	21				••									••	
	23		••					••				••	•		

Tabelle 2 Vorzugsrichtungen primärer und tertiärer Dendriten in der Area 3

3.1.7 Area 4, Axone der rechten Hemisphäre

Die longitudinale Verlaufsrichtung ist hier in der Mehrzahl der Schichten und auch der Schichtensumme deutlich bevorzugt (s. Abb.34-39).

Nur in den Laminae II und III ist das longitudinale Winkelsegment zweitrangig, statt dessen weist hier das anteromediale Segment 01 den größten prozentualen Anteil an der Gesamtlänge der gemessenen Fasern auf. Dieses Segment folgt auch in den verbleibenden Laminae dem Segment V, z.T. mit nur geringem Abstand.

Die Ergebnisse der χ^2 -Tests aller Laminae und der Schichtensumme sind signifikant ($p < 0.001$), desgleichen - mit Ausnahme der Lamina IV - auch die der t-Tests. Ferner besteht in allen Schichten eine gute Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen.

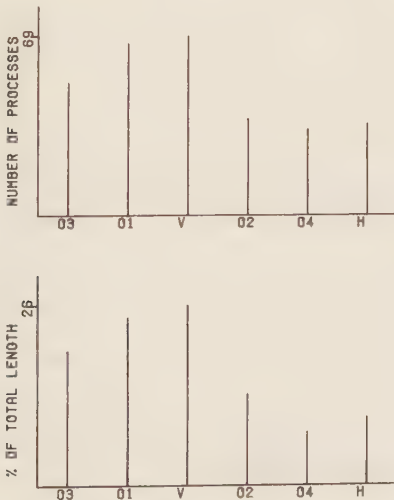


Abb. 34
Axone
Area 4
re. Hemisphäre
Lamina I

RAT=11 AR=4 R SEC=99 OA=2 TYP=0 NR=291 CHI=26.5
0.30 0.80 0.01 0.01 0.01 0.01

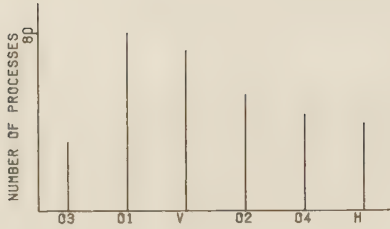


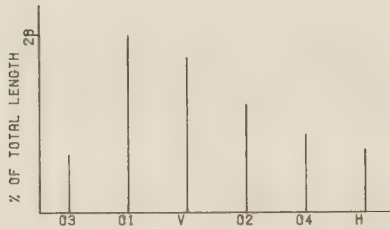
Abb. 35

Axone

Area 4

re. Hemisphäre

Laminae II+III



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=317 CHI=35.4
 0.40 0.90 0.20 0.05 0.01 0.60

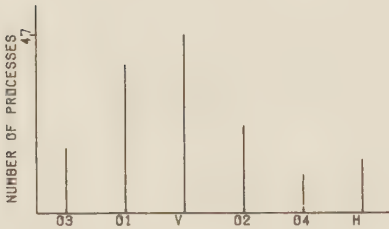


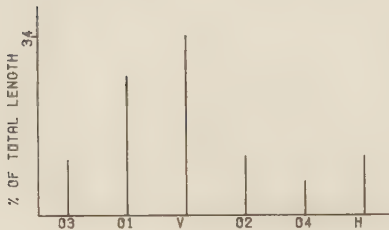
Abb. 36

Axone

Area 4

re. Hemisphäre

Lamina IV



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=150 CHI=43.8
 0.10 0.60 0.30 0.10 0.30 0.90

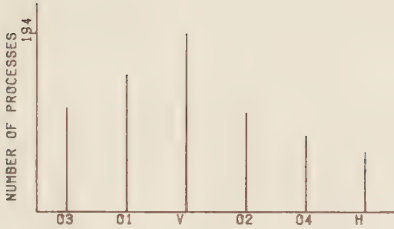
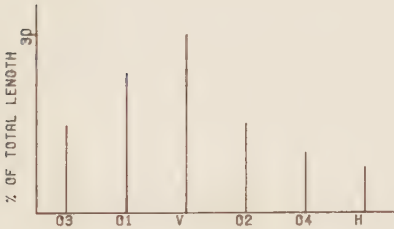


Abb. 37
Axone
Area 4
re. Hemisphäre
Lamina V



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=712 CHI=91.8
0.60 0.20 0.01 0.01 0.01 0.02

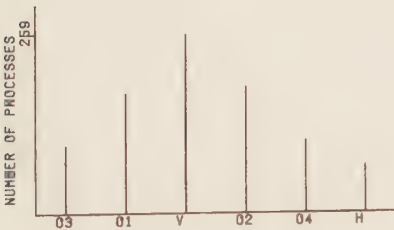
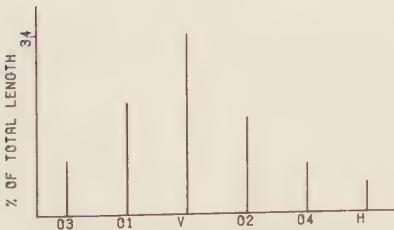


Abb. 38
Axone
Area 4
re. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=887 CHI=167.6
0.40 0.70 0.20 0.01 0.01 0.05

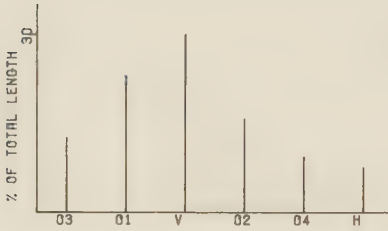
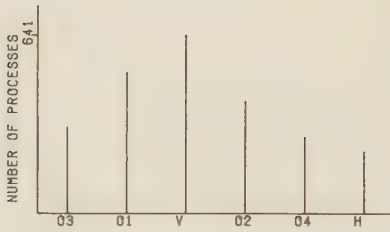


Abb. 39

Axone

Area 4

re. Hemisphäre

Laminae I-VI

RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=2357 CHI=317.9
 0.80 0.70 0.01 0.01 0.01 0.01

3.1.8 Area 4, Axone der linken Hemisphäre

Auch hier ist eine deutliche Bevorzugung der longitudinalen Verlaufsrichtung zu registrieren, und zwar in den Laminae II, III, V und VI sowie der Schichtensumme (s. Abb. 40-45):

Zusätzlich findet sich in diesen Schichten aber auch ein zweiter Gipfel der Gesamtlängenverteilung im anteromedialen Segment 0 2. Am eindrucksvollsten ist dieser Befund in der Lamina VI, wo 42% der axonalen Gesamtlänge auf das longitudinale und 23% auf das anteromediale Segment entfallen.

In den Schichten I und IV ist - in Umkehrung der Verhältnisse - die anteromediale Verlaufsrichtung gegenüber der longitudinalen geringfügig präferiert.

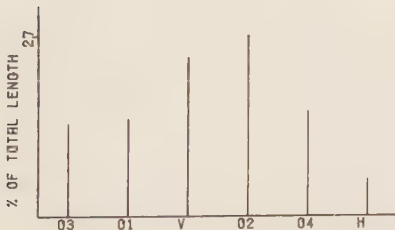
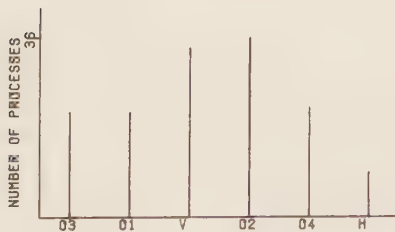


Abb. 40
Axone
Area 4
li. Hemisphäre
Lamina I

RAT=12 AR=4 L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=143 CHI=20.6
0.60 0.70 0.90 0.60 0.60 0.50

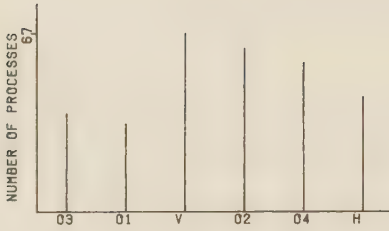
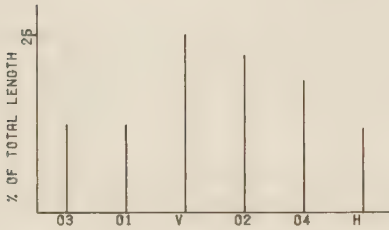


Abb. 41
Axone
Area 4
li. Hemisphäre
Laminae II+III



RAT=12 AR=4 L SEC=99 OA=2 TYP=0 NR=297 CHI=19.2
0.02 0.20 0.70 0.90 0.90 0.40

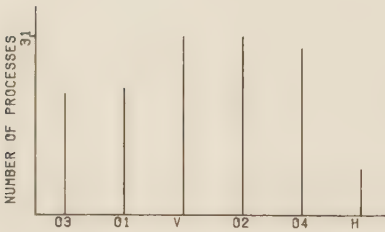
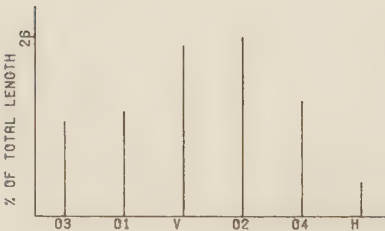


Abb. 42
Axone
Area 4
li. Hemisphäre
Lamina IV



RAT=12 AR=4 L SEC=99 OA=2 TYP=0 NR=142 CHI=16.5
0.80 0.90 0.01 0.01 0.20 0.50

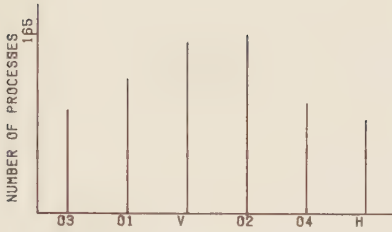


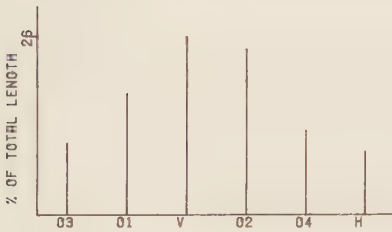
Abb. 43

Axone

Area 4

li. Hemisphäre

Lamina V



RAT=12 AR=4 L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=731 CHI=45.2
 0.30 0.01 0.01 0.01 0.01 0.20

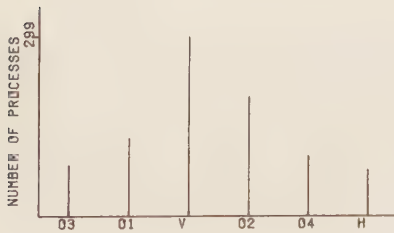


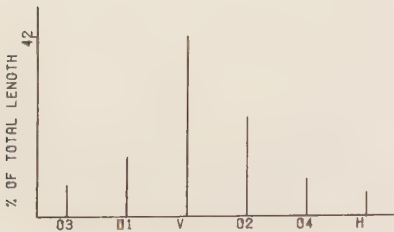
Abb. 44

Axone

Area 4

li. Hemisphäre

Lamina VI



RAT=12 AR=4 L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=889 CHI=251.0
 0.90 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

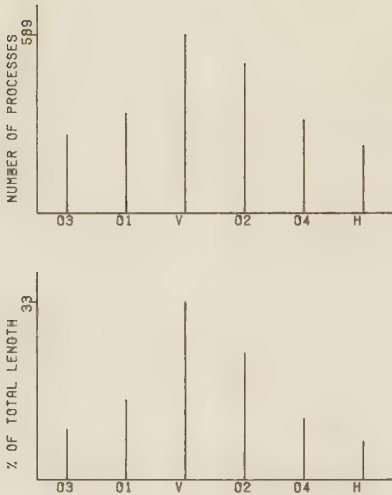


Abb. 45
Axone
Area 4
11. Hemisphäre
Laminae I-VI

RAT=12 AR=4 L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=2202 CHI=278.0
0.70 0.01 0.01 0.01 0.01 0.05

Sämtliche Ergebnisse der χ^2 -Tests ($p < 0.01$ bis < 0.001) und, mit Ausnahme der Laminae I - III, auch die der t-Tests der bevorzugten Segmente, sind signifikant. Es besteht in allen Schichten eine gute Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen.

3.1.9 Area 4, Axone im Hemisphärenvergleich

In beiden Hemisphären sind weitgehend spiegelsymmetrisch die longitudinale und in zweiter Linie auch die anteromediale Verlaufsrichtung bevorzugt. Hinsichtlich der Anzahl signifikanter χ^2 -Test-Ergebnisse besteht zwischen den Hirnhälften kein Unterschied.

3.1.10 Area 4, Dendriten der rechten Hemisphäre

Kategorie 99

Die einzelnen Schichten bieten hier recht unterschiedliche Bilder (s.Abb. 46-56):

In den Laminae I - III sind die Gesamtlängenverteilungen weitgehend homogen. In der Lamina IV ist dagegen die Bildung eines VZR-Plateaus unter nahezu gleichwertiger Beteiligung des longitudinalen, des anteromedialen und des transversomedialen Segmentes zu beobachten.

In der Lamina V treten die Segmente O 1 und O 3 in den Hintergrund, deutlich präferiert ist hier nur die longitu-

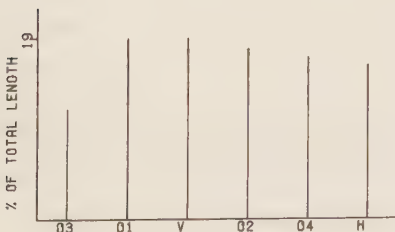
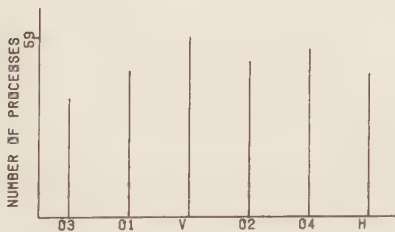


Abb. 46
Dendriten
Kategorie 99
Area 4
re. Hemisphäre
Lamina I

RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=299 CHI=4.8
0.02 0.30 0.01 0.10 0.01 0.50

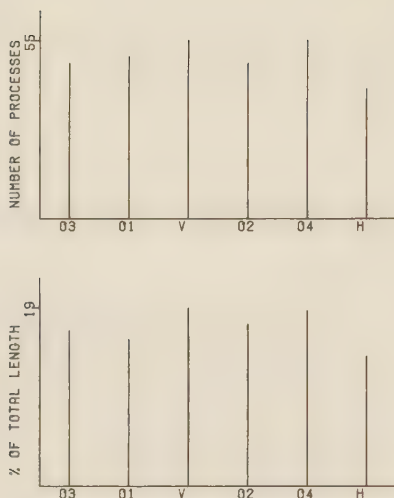


Abb. 47
Dendriten
Kategorie 99
Area 4
re. Hemisphäre
Laminae II+III

RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=296 CHI=3.1
0.30 0.30 0.20 0.20 0.90 0.30

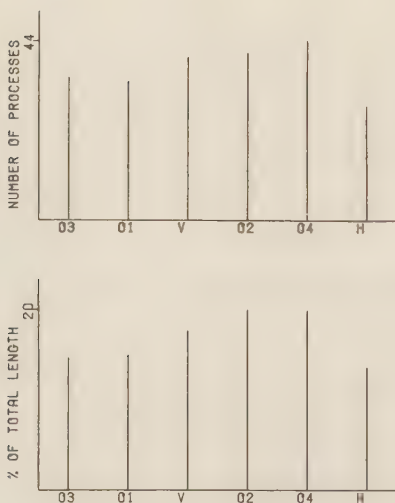


Abb. 48
Dendriten
Kategorie 0
Area 4
re. Hemisphäre
Laminae II+III

RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=222 CHI=4.5
0.30 0.40 0.20 0.60 0.60 0.90

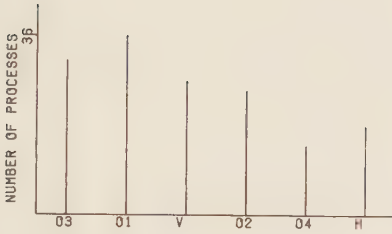
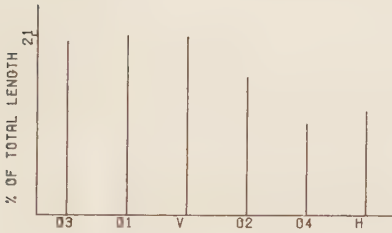


Abb. 49
Dendriten
Kategorie 99
Area 4
re. Hemisphäre
Lamina IV



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=151 CHI=13.1
0.70 0.30 0.80 0.10 0.60 0.80

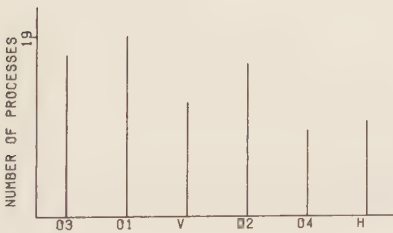
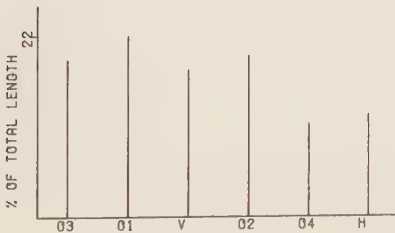


Abb. 50
Dendriten
Kategorie 0
Area 4
re. Hemisphäre
Lamina IV



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=83 CHI=6.0
0.60 0.60 0.60 0.10 0.80 0.90

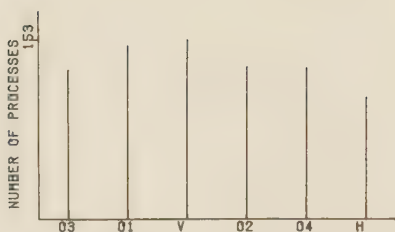
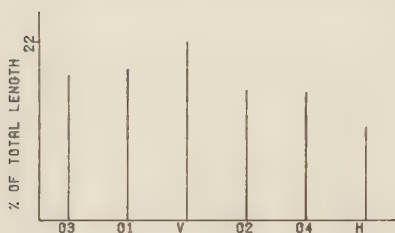


Abb. 51
Dendriten
Kategorie 99
Area 4
re. Hemisphäre
Lamina V



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=791 CHI=11.5
0.40 0.60 0.50 0.01 0.30 0.01

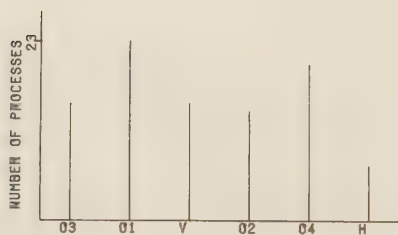
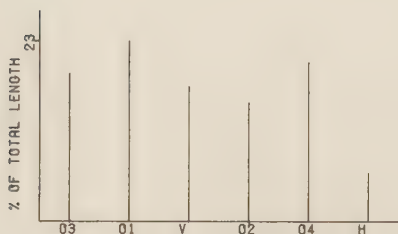


Abb. 52
Dendriten
Kategorie 0
Area 4
re. Hemisphäre
Lamina V



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=94 CHI=9.7
0.90 0.40 0.30 0.10 0.40 0.02

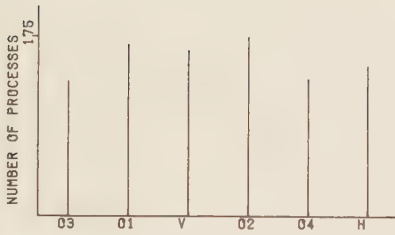
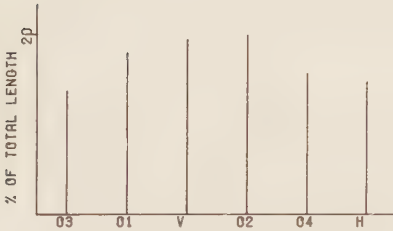


Abb. 53
Dendriten
Kategorie 99
Area 4
re. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=915 CHI=10.6
0.02 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

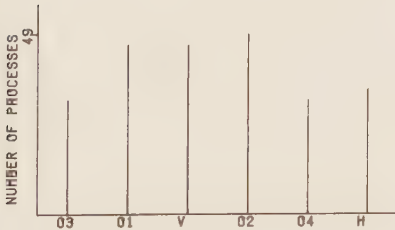
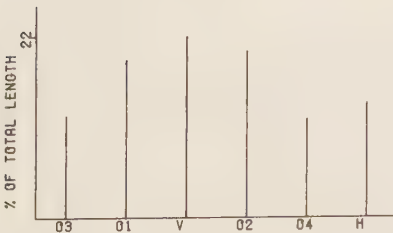


Abb. 54
Dendriten
Kategorie 0
Area 4
re. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=237 CHI=8.8
0.10 0.20 0.02 0.01 0.02 0.20

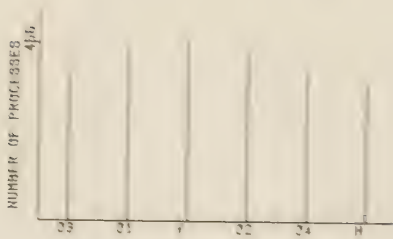


Abb. 55
Dendriten
Kategorie 99
Area 4
re. Hemisphäre
Laminae I-VI



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=2452 CHI=20.6
0.02 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

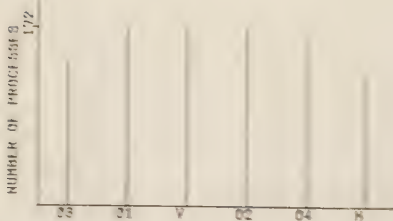
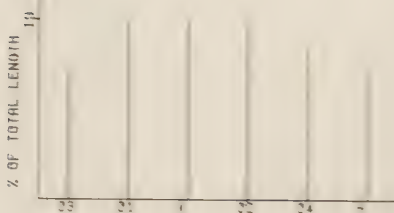


Abb. 56
Dendriten
Kategorie 0
Area 4
re. Hemisphäre
Laminae I-VI



RAT=11 AR=4 R SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=935 CHI=12.5
0.01 0.06 0.01 0.01 0.01 0.05

dinale Verlaufsrichtung. In der Schicht VI ist wieder ein aus drei Segmenten bestehender Winkelbereich bevorzugt, der gegenüber der Lamina IV jedoch um ein Segment nach lateral verschoben ist: so sind hier der anterolaterale, der longitudinale und der anteromediale Verlauf bevorzugt.

Ähnlich verhalten sich die Ergebnisse der Schichtensumme: präferiert ist primär das longitudinale Segment V, zusätzlich betont sind die anteromediale und die anterolaterale Richtung.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß in allen Schichten mit nicht-homogener Gesamtlängenverteilung stets die longitudinale Verlaufsrichtung, mit abnehmender Häufigkeit und Prägnanz aber auch die anteromediale, die transversomediale und die anterolaterale Richtung bevorzugt sind.

Signifikante Ergebnisse der χ^2 -Tests finden sich nur in der Lamina IV ($p < 0.025$) und der Schichtensumme ($p < 0.001$), signifikante Ergebnisse der t-Tests in Schicht V (mit einer Ausnahme), VI und der Schichtensumme. Es besteht eine mäßige Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen.

Kategorie 0

Mit Ausnahme der Lamina I, in der nur Dendriten der Kategorie 0 vermessen wurden, sind in allen Schichten Abweichungen von den Ergebnissen der Kategorie 99 zu verzeichnen.

So findet sich in den Laminae II und III eine Bevorzugung der lateralen Segmente O 2 und O 4. Zusätzlich zur anteromedialen Richtung sind in Schicht IV die anterolaterale und

in Schicht V die transversolaterale Richtung präferiert, der longitudinale Dendritenverlauf tritt hier in den Hintergrund.

In der Schicht VI sind die Abweichungen nur geringfügig und in der Schichtensumme liegt eine homogene Verteilung vor, da die drei um die longitudinale Achse angeordneten Segmente zwar ein angedeutetes Plateau bilden, jedoch auf keinen der beteiligten Winkelbereiche mehr als 19% der Gesamtlänge entfallen.

Signifikante Ergebnisse der t-Tests finden sich in Schicht VI und der Schichtensumme, ein signifikantes χ^2 -Test-Ergebnis wurde nicht ermittelt.

Die Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen ist gut.

Kategorien 1 - 23

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 3, der Vergleich der primären und tertiären Dendriten ist in der Tabelle 4 dargestellt (s. S. 69 u. 70).

3.1.11 Area 4, Dendriten der linken Hemisphäre

Kategorie 99

Hier sind wieder drei benachbarte Winkelsegmente bevorzugt, und zwar - in der Reihenfolge ihrer Wertigkeit - das longitudinale, das anteromediale und das anterolaterale Segment (s. Abb. 57 - 63):

Diese bilden in den Laminae I - IV und der Schichtensumme unterschiedlich ausgeprägte VZR-Plateaus. In der Schicht V sind nur das longitudinale und mit unwesentlichem Abstand das anteromediale Segment präferiert, in der Schicht VI ist dagegen vor diesen beiden Segmenten die anterolaterale Verlaufsrichtung bevorzugt.

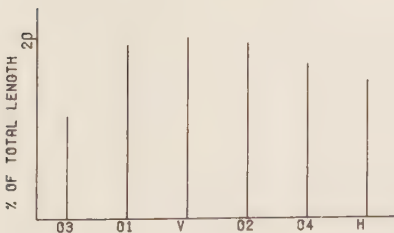
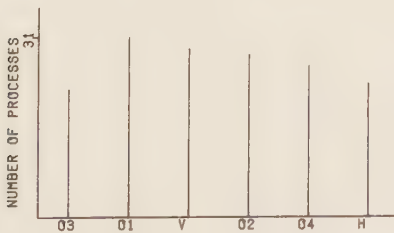


Abb. 57
Dendriten
Kategorie 99
Area 4
li. Hemisphäre
Lamina I

RAT=12 AR=4 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=159 CHI=2.3
0.90 0.90 0.70 0.70 0.70 0.20

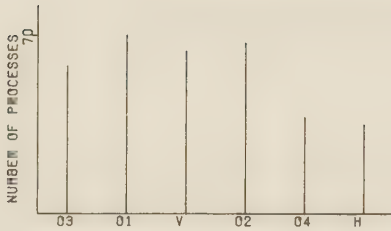


Abb. 58

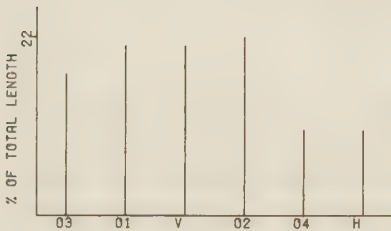
Dendriten

Kategorie 99

Area 4

li. Hemisphäre

Laminae II+III



RAT=12 AR=4 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=332 CHI=20.7
 0.20 0.50 0.01 0.01 0.10 0.10

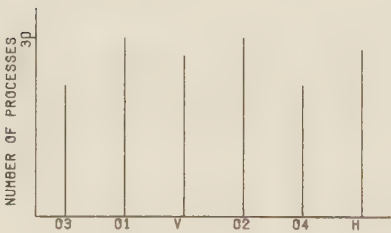


Abb. 59

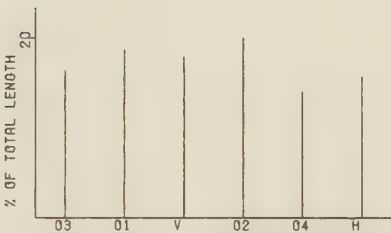
Dendriten

Kategorie 99

Area 4

li. Hemisphäre

Lamina IV



RAT=12 AR=4 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=159 CHI=2.5
 0.70 0.20 0.05 0.10 0.20 0.01

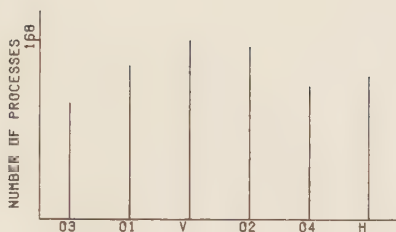
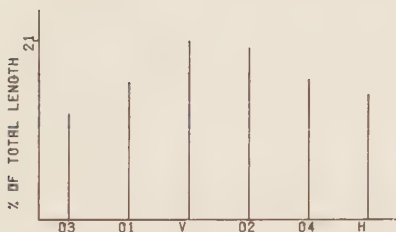


Abb. 60
Dendriten
Kategorie 99
Area 4
li. Hemisphäre
Lamina V



RAT=12 AR=4 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=843 CHI=17.7
0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

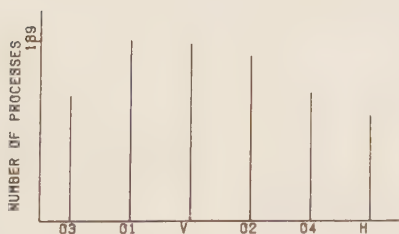
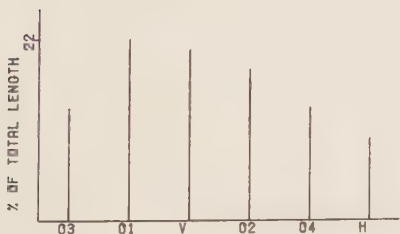


Abb. 61
Dendriten
Kategorie 99
Area 4
li. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=12 AR=4 L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=923 CHI=35.6
0.90 0.06 0.01 0.01 0.01 0.01

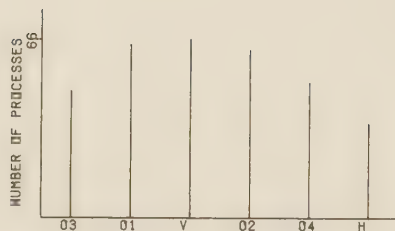
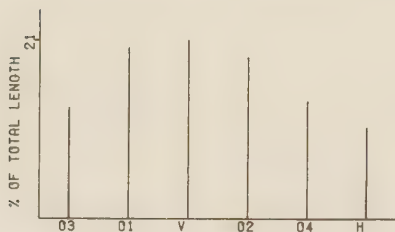


Abb. 62
Dendriten
Kategorie 0
Area 4
li. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=12 AR=4 L SEC=99 OA=1 TYP=0 NR=324 CHI=13.6
0.10 0.40 0.05 0.01 0.02 0.40

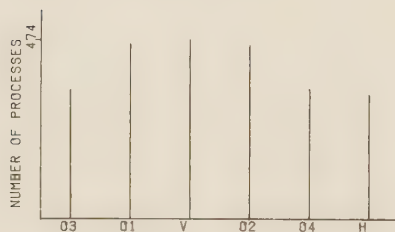
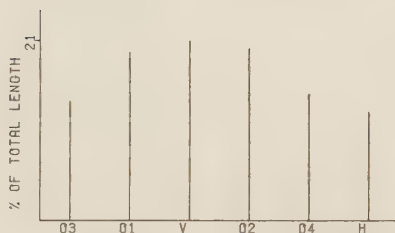


Abb. 63
Dendriten
Kategorie 99
Area 4
li. Hemisphäre
Laminae I-VI



RAT=12 AR=4 L SEC=99 OA=1 TYP=99 NR=2416 CHI=60.3
0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

AREA 4 LAMINA II-VI

LINKS

RECHTS

Typ	X ²	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H	X ²	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H
0	••			•	•				homogene V.					
1				•	•	•				•	•			
2				•	••						•			
3				•							•			
11				•		•				••		•		
12				•	•	•				•	•			
13						•			•					
21		••	•			•				•	••			
22				••	••					•	•	•		
23		•	••			••				•	•			
99	••			•	•			••			•			

Tabelle 3 Vorzugsrichtungen der Dendritenkategorien 0 - 99
in der Area 4, Schichtensumme

Mit Ausnahme der Laminae I und IV sind alle Ergebnisse der Chi²-Tests signifikant ($p < 0.01$ bis < 0.001); die bevorzugten Segmente weisen in den Laminae II und III (mit einer Ausnahme), V und VI sowie der Schichtensumme signifikante t-Test-Ergebnisse auf. Die Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen ist in allen Schichten gut.

Kategorie 0

Bei den nicht-zellverbundenen Dendriten finden sich ganz ähnliche Verhältnisse: In den Schichten II, III und V sowie der Schichtensumme sind die Vorzugsrichtungen nahezu kon-

AREA 4

		LINKS							RECHTS						
Lamina	Typ	X ²	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H	X ²	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H
II+III	1		••	••				•			••	•			•
	3		•	••							••				
	11														
	13		••					•				••			•
	21														
	23		••					••							
IV	1			••	••						••				
	3		•					•			••	••			
	11			••		•		•							
	13							•	•						
	21														
	23			•	•	•									
V	1				••			••				•			
	3						••					•			
	11			•		••						•			
	13						•					homogene V.			
	21														
	23														
VI	1			••		••						•			
	3			•	•								•		
	11					•					••		••		
	13					•	•				•			•	
	21		••	••							•	••			
	23	•	•	••		••					•	•			

Tabelle 4 Vorzugsrichtungen primärer und tertiärer Dendriten in der Area 4

gruent, in der Lamina VI ist die anterolaterale Verlaufsrichtung hingegen nur sekundär bevorzugt.

In den Laminae I und IV erfolgte kein Vergleich der Dendritenkategorien, da in ersterer ausschließlich und in letzterer keine Dendriten der Kategorie 0 vermessen wurden.

Signifikante Ergebnisse der Chi²-Tests finden sich in den Laminae II, III und VI sowie der Schichtensumme ($p < 0.025$

bis < 0.001); die Ergebnisse der t-Tests der bevorzugten Segmente sind in der Lamina I nicht-signifikant, in der Lamina V und der Schichtensumme signifikant und in den restlichen Schichten wechselnd. Die Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen ist in allen Schichten gut.

Kategorien 1 - 23

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 3, der Vergleich der primären und tertiären Dendriten ist in der Tabelle 4 dargestellt (s. S. 69 u. 70).

3.1.12 Area 4, Dendriten im Hemisphärenvergleich

Kategorie 99

Wieder ist eine Tendenz zu spiegelsymmetrischer Anordnung der bevorzugten Winkelbereiche zu erkennen:

Besonders deutlich sind die Entsprechungen in den Laminæ VI, wo das anterolaterale, das longitudinale und das anteromediale Segment in exakt spiegelbildlicher Reihenfolge präferiert sind; in den Laminæ V und den Schichtensummen ist neben den beiden schrägen Verlaufsrichtungen primär die longitudinale Richtung bevorzugt.

Geringere Übereinstimmungen finden sich in den Laminæ II, III und IV: bei den zwei erstgenannten steht einer rechtsseitigen, homogenen Verteilung ein kontralaterales, "longitudinales" VZR-Plateau gegenüber; bei letzteren sind beid-

seits Plateaubildungen zu beobachten, das der rechten Hemisphäre ist aber um ein Segment nach medial verschoben. In den Laminae I beider Hemisphären sind die Gesamtlängenverteilungen weitgehend homogen.

Kategorie 0

Der Hemisphärenvergleich bietet hier ein recht heterogenes Bild: Deutlich spiegelsymmetrischen Vorzugsrichtungen in den Laminae VI stehen unterschiedlich ausgeprägte Seitendifferenzen in den Laminae II, III und V sowie den Schichtensummen gegenüber.

Die Ergebnisse der Laminae I sind mit denen der Kategorie 99 identisch, die der Laminae IV sind nicht direkt vergleichbar, da in der linken Hemisphäre ausschließlich zellverbundene Dendriten vermessen wurden.

Häufigkeitsverteilungen

Die Anzahl signifikanter χ^2 -Test-Ergebnisse ist bei beiden Dendritenkategorien in der linken Hemisphäre größer.

3.1.13 Area 10, Axone der rechten Hemisphäre

Die in der Area 10 nur etwa 9% der Cortextiefe umfassende Lamina I wurde nicht untersucht, da die entsprechenden zwei Schnitte jeweils verworfen werden mußten. Dies hatte seinen Grund zum einen darin, daß allgemein bei der Golgi-Imprägnation der erste Anschnitt wegen mangelnder Transparenz nicht zu verwerten ist; zum anderen gestaltete sich die exakte tangentielle Orientierung der Blöcke durch die stärkere Oberflächenkrümmung der Frontalregion schwieriger als in den anderen Arealen.

Bei den Axonen der rechten Hemisphäre ist wieder eine deutliche Bevorzugung zweier Verlaufsrichtungen, nämlich der longitudinalen und der anterolateralen, zu beobachten (s. Abb. 64-68):

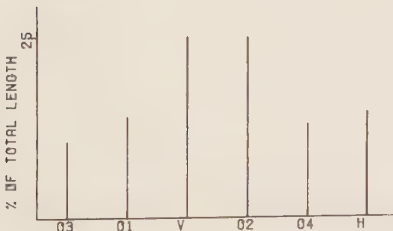
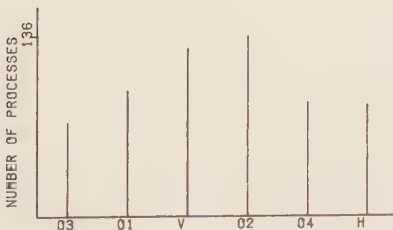


Abb. 64
Axone
Area 10
re. Hemisphäre
Laminae II+III

RAT=5 AR=10R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=599 CHI=33.5
0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

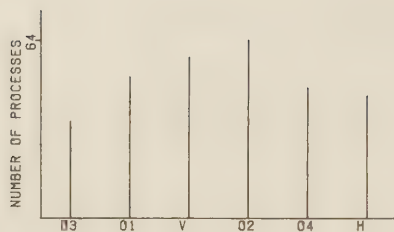


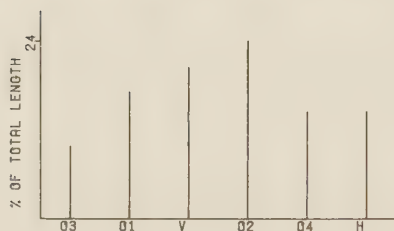
Abb. 65

Axone

Area 10

re. Hemisphäre

Lamina IV



RAT=5 AR=10R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=299 CHI=10.7
 0.05 0.20 0.01 0.01 0.01 0.70

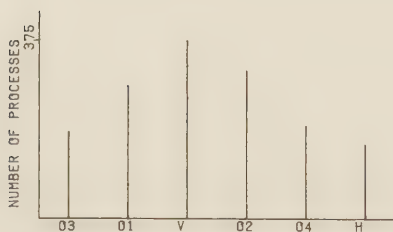


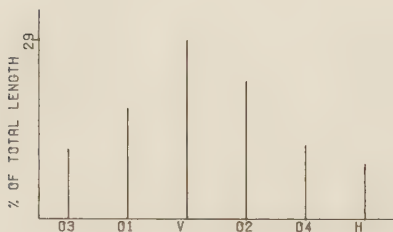
Abb. 66

Axone

Area 10

re. Hemisphäre

Lamina V



RAT=12 AR=10R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=1502 CHI=146.2
 0.05 0.30 0.01 0.01 0.90 0.40

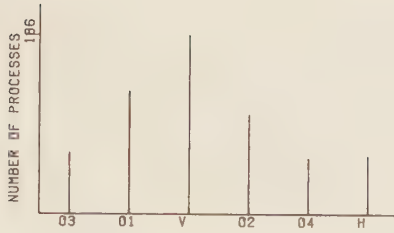
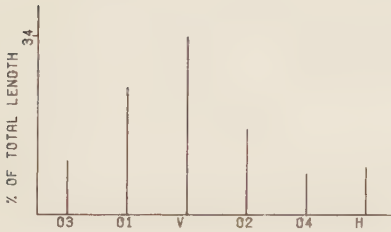


Abb. 67
Axone
Area 10
re. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=12 AR=10R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=602 CHI=126.5
0.30 0.05 0.40 0.10 0.10 0.70

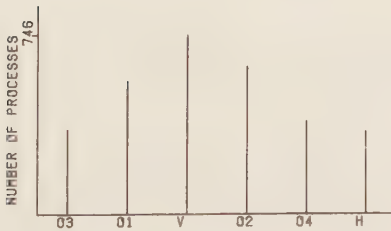
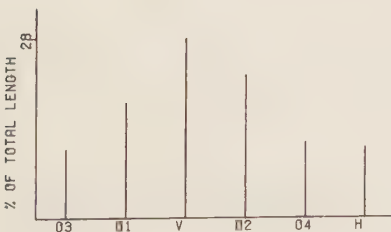


Abb. 68
Axone
Area 10
re. Hemisphäre
Laminae II-VI



RAT=12 AR=10R SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=3002 CHI=270.0
0.10 0.60 0.01 0.01 0.01 0.50

So ist das longitudinale Segment V in den Laminae V und VI sowie der Schichtensumme präferiert und in den Laminae II und III mit dem Segment O 2 gleichwertig. Das anterolaterale Winkelsegment hingegen dominiert in der Schicht IV und weist in der Lamina V und der Schichtensumme den zweitgrößten Anteil an der axonalen Gesamtlänge auf.

Zusätzlich bildet aber auch das anteromediale Segment O 1 in der Schicht V und der Schichtensumme einen schwach ausgeprägten dritten Gipfel und ist in der Lamina VI sogar zweitrangig bevorzugt.

Die Ergebnisse der χ^2 -Tests sind - mit Ausnahme der Lamina IV - signifikant ($p < 0.001$); desgleichen weisen - bis auf die der Lamina VI - alle bevorzugten Segmente signifikante t-Test-Ergebnisse auf. Es besteht in allen Schichten eine weitgehende Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen.

3.1.14 Area 10, Axone der linken Hemisphäre

Hier sind ebenfalls überwiegend die anterolaterale und die longitudinale Verlaufsrichtung bevorzugt. In einigen Schichten dominieren aber auch die transversolaterale oder die anteromediale Richtung bzw. sind zusätzlich präferiert. So ergibt sich - ähnlich wie in der Area 3 der linken Hemisphäre - eine Bevorzugung größerer Winkelbereiche an Stelle einzelner Segmente (s. Abb. 69-73):

In den Laminae II bis IV bilden so das transversolaterale, das anterolaterale und das longitudinale Winkelsegment ein VZR-Plateau; in der Schicht IV ist zusätzlich noch das transversale Segment H betont.

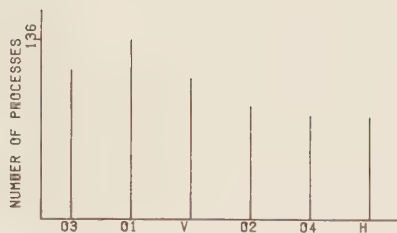
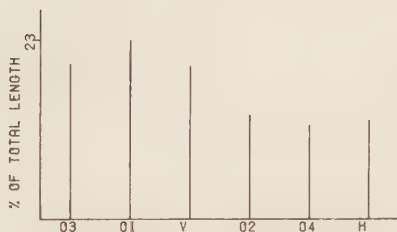


Abb. 69
Axone
Area 10
li. Hemisphäre
Laminae II+III



RAT=5 AR=10L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=599 CHI=26.4
0.40 0.10 0.20 0.70 0.50 0.90

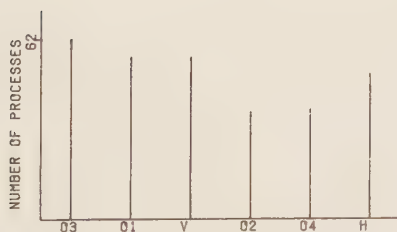
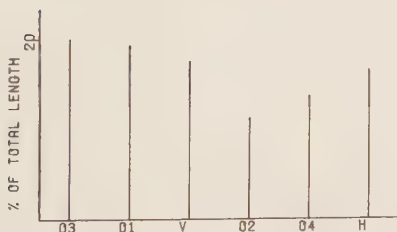


Abb. 70
Axone
Area 10
li. Hemisphäre
Lamina IV



RAT=5 AR=10L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=299 CHI=10.6
0.05 0.20 0.02 0.01 0.05 0.01

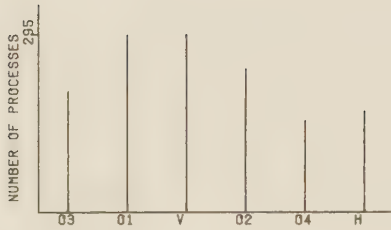


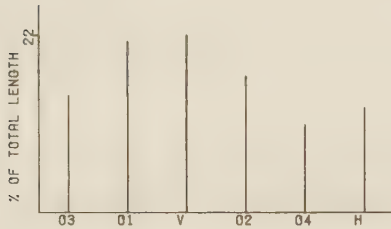
Abb. 71

Axone

Area 10

li. Hemisphäre

Lamina V



RAT=5 AR=10L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=1348 CHI=84.5
 0.30 0.90 0.70 0.50 0.90 0.90

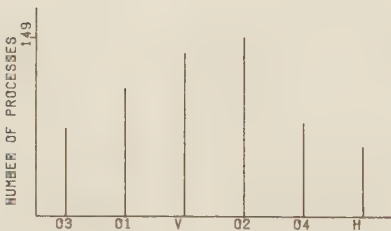


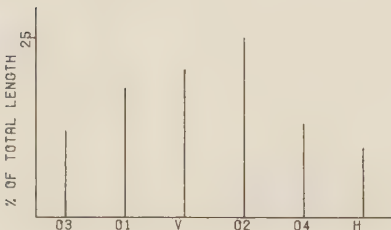
Abb. 72

Axone

Area 10

li. Hemipshäre

Lamina VI



RAT=11 AR=10L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=600 CHI=67.1
 0.70 0.70 0.60 0.05 0.70 0.50

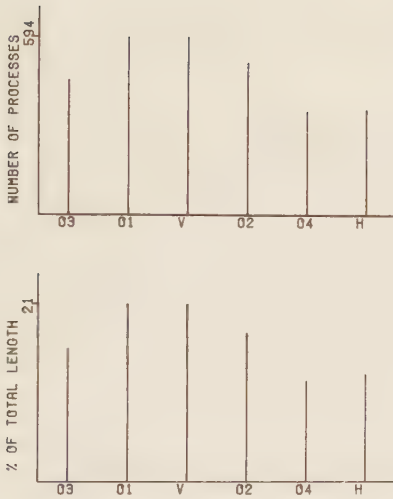


Abb. 73

Axone

Area 10

li. Hemisphäre

Laminae II-VI

RAT=11 AR=10L SEC=99 DA=2 TYP=0 NR=2846 CHI=128.1
 0.60 0.20 0.10 0.30 0.30 0.20

In den Laminae V und VI verschiebt sich der präferierte Winkelbereich um ein Segment nach medial. So sind in der Schicht V die longitudinale und die anterolaterale Verlaufsrichtung nahezu gleichwertig und die anteromediale Richtung zusätzlich betont. In der Lamina VI ist das anteromediale Segment primär und das longitudinale sekundär präferiert, zusätzlich betont ist hier das anterolaterale Segment. In der Schichtensumme schließlich ist wieder eine gleichwertige Bevorzugung der longitudinalen und der anterolateralen Verlaufsrichtung zu beobachten.

Mit Ausnahme der Lamina IV sind alle Ergebnisse der Chi²-Tests signifikant ($p < 0.001$), signifikante t-Test-Ergebnisse finden sich nur in der Lamina IV. Es besteht in allen Schichten eine weitgehende Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen.

3.1.15 Area 10, Axone im Hemisphärenvergleich

In beiden Hemisphären sind primär die anterolaterale und die longitudinale Verlaufsrichtung präferiert. Auch die Bevorzugung oder Betonung weiterer Segmente - vornehmlich in der linken Hemisphäre - vermag den Eindruck einer allgemeinen Tendenz zu spiegelsymmetrischer Anordnung der bevorzugten Winkelbereiche nicht zu schwächen. Die Anzahl signifikanter χ^2 -Test-Ergebnisse ist in beiden Hemisphären gleich groß.

3.1.16 Area 10, Dendriten der rechten Hemisphäre

Kategorie 99

Hier sind hauptsächlich wieder die drei um die longitudinale Achse angeordneten Verlaufsrichtungen bevorzugt. Dabei sind die Gesamtlängenverteilungen der einzelnen Schichten aber doch relativ unterschiedlich (s. Abb. 74-80):

In den Laminae II und III ist das anterolaterale Segment O 2 ausgesprochen dominant, ihm folgt das longitudinale Segment V erst mit einigem Abstand. In der Schicht IV findet sich ein ungewöhnlicher Gipfel im transversalen Segment H, erst in zweiter Linie sind hier die longitudinale und die anterolaterale Verlaufsrichtung betont.

In der Lamina V ist ein VZR-Plateau der drei allgemein präferierten Winkelbereiche zu beobachten; in der Schicht VI ist wieder deutlich das longitudinale Segment vor dem anterolateralen und dem anteromedialen bevorzugt. In der Schichtensumme schließlich sind die longitudinale und die

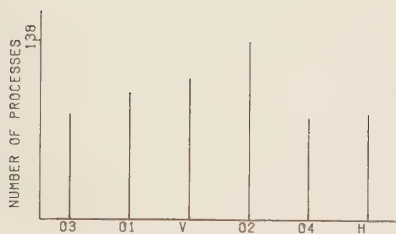
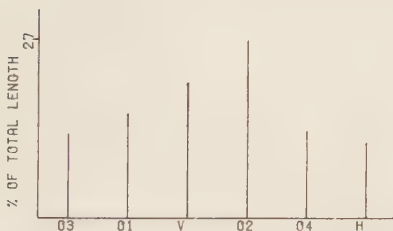


Abb. 74
Dendriten
Kategorie 99
Area 10
re. Hemisphäre
Laminae II+III



RAT=5 AR=10R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=587 CHI=26.9
0.20 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

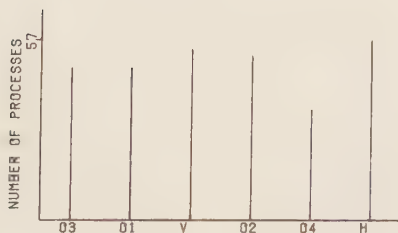
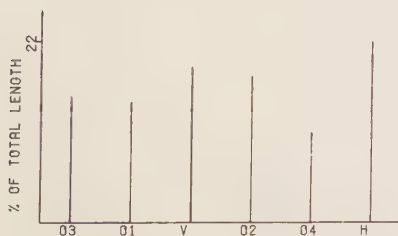


Abb. 75
Dendriten
Kategorie 99
Area 10
re. Hemisphäre
Lamina IV



RAT=5 AR=10R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=294 CHI=6.0
0.01 0.70 0.20 0.10 0.80 0.50

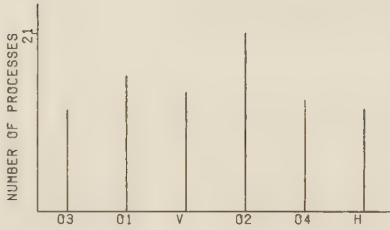
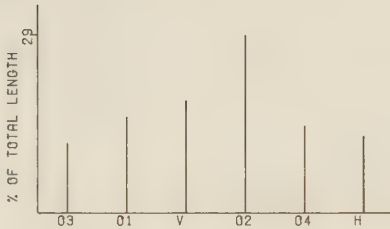


Abb. 76
Dendriten
Kategorie 0
Area 10
re. Hemisphäre
Lamina IV



RAT=5 AR=10R SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=88 CHI=4.0
0.80 0.90 0.20 0.40 0.60 0.50

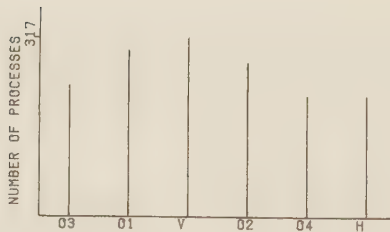
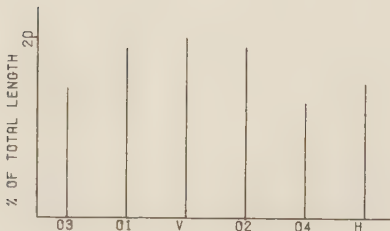


Abb. 77
Dendriten
Kategorie 99
Area 10
re. Hemisphäre
Lamina V



RAT=12 AR=10R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=1545 CHI=37.4
0.01 0.50 0.01 0.80 0.60 0.90

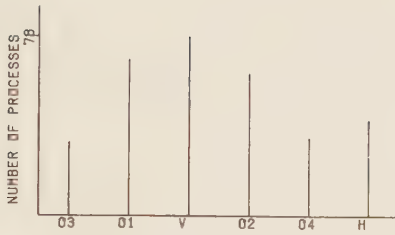
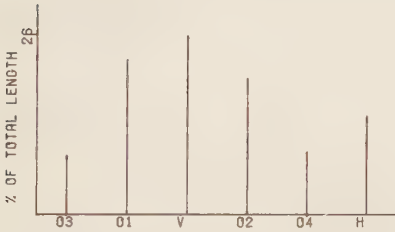


Abb. 78
Dendriten
Kategorie 0
Area 10
re. Hemisphäre
Lamina V



RAT=12 AR=10R SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=316 CHI=35.2
0.40 0.02 0.10 0.20 0.20 0.05

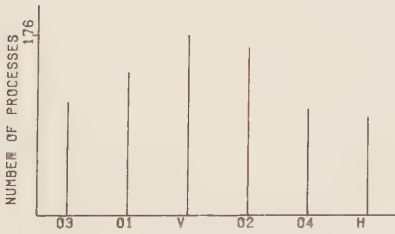
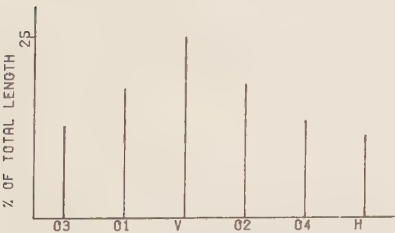


Abb. 79
Dendriten
Kategorie 99
Area 10
re. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=12 AR=10R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=789 CHI=42.4
0.01 0.01 0.01 0.10 0.01 0.01

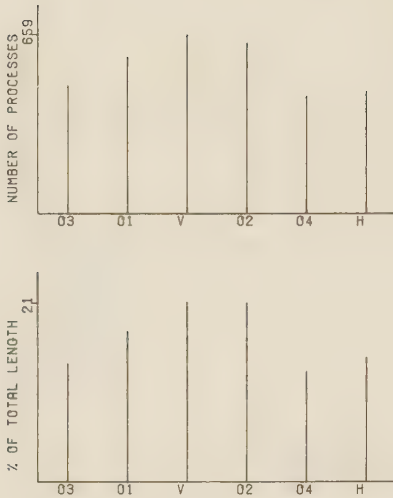


Abb. 80
Dendriten
Kategorie 99
Area 10
re. Hemisphäre
Laminae II-VI

RAT=12 AR=10R SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=3217 CHI=88.3
0.05 0.90 0.01 0.02 0.50 0.70

anterolaterale Verlaufsrichtung gleichermaßen präferiert, gefolgt von der anteromedialen Richtung.

Mit Ausnahme der Lamina IV sind die Ergebnisse aller Chi²-Tests signifikant ($p < 0.001$); die bevorzugten Segmente weisen in den Laminae II, III und VI ausnahmslos, in den restlichen Schichten und der Schichtensumme nur teilweise signifikante t-Test-Ergebnisse auf. Die Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen ist gut.

Kategorie 0

Deutliche Abweichungen von den Ergebnissen der Kategorie 99 bestehen nur in zwei Schichten:

In der Lamina IV ist allein die enterolaterale Verlaufsrichtung bevorzugt; in der Lamina V dominiert klar das longitudinale Segment vor dem anteromedialen und dem anterolateralen.

Die Ergebnisse der t-Tests decken sich im wesentlichen, die der Chi²-Tests exakt mit denen der Kategorie 99; die Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen ist ebenfalls gut.

Kategorien 1 - 23

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 5, der Vergleich der primären und tertiären Dendriten ist in der Tabelle 6 dargestellt. (s. S. 90 u. 91).

3.1.17 Area 10, Dendriten der linken Hemisphäre

Kategorie 99

Im wesentlichen sind auch hier die longitudinale, die anterolaterale und die anteromediale Verlaufsrichtung bevorzugt, dabei ergeben sich aber - wie auch auf der Gegenseite - von Schicht zu Schicht recht unterschiedliche Verhältnisse (s. Abb. 81-87):

In den Laminae II und III sowie der Schichtensumme ist die longitudinale Richtung deutlich vor der anteromedialen und der anterolateralen präferiert. In der Schicht IV dominiert das anterolaterale Segment, zusätzlich betont ist der longitudinale Verlauf. In den verbleibenden Schichten sind

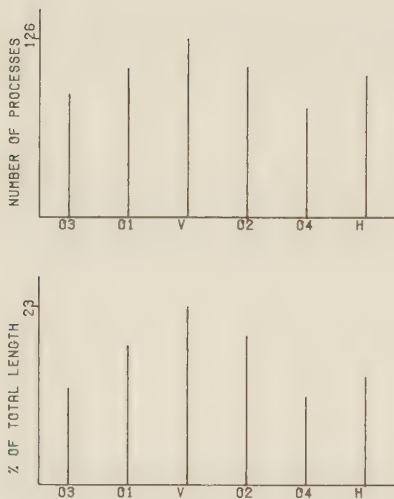


Abb. 81
Dendriten
Kategorie 99
Area 10
li. Hemisphäre
Laminae II+III

RAT=5 AR=10L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=601 CHI=14.3
0.01 0.01 0.50 0.50 0.20 0.01

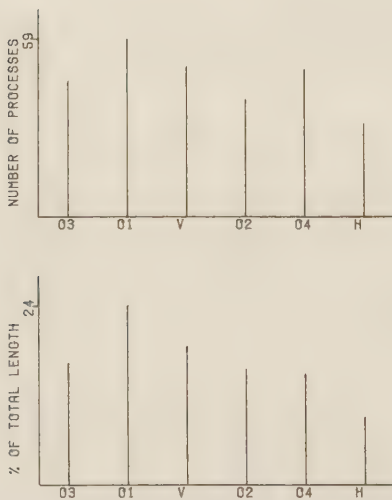


Abb. 82
Dendriten
Kategorie 99
Area 10
li. Hemisphäre
Lamina IV

RAT=5 AR=10L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=273 CHI=10.3
0.05 0.02 0.80 0.40 0.90 0.30

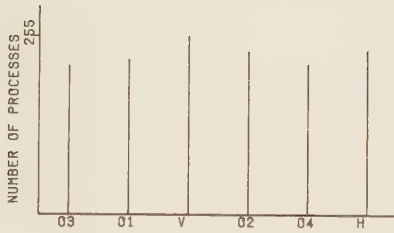
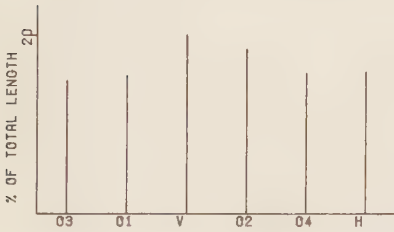


Abb. 83
Dendriten
Kategorie 99
Area 10
li. Hemisphäre
Lamina V



RAT=5 AR=10L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=1376 CHI=5.3
0.01 0.05 0.60 0.40 0.01 0.01

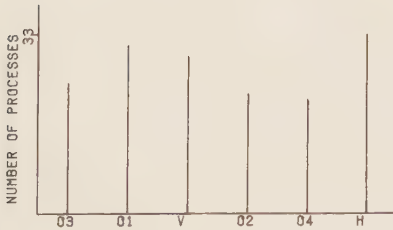
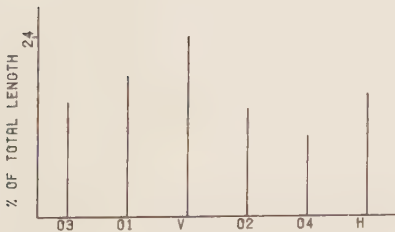
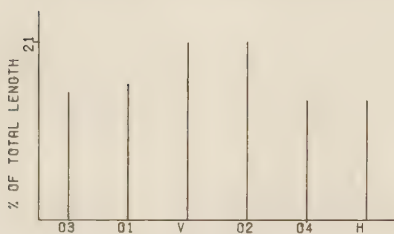
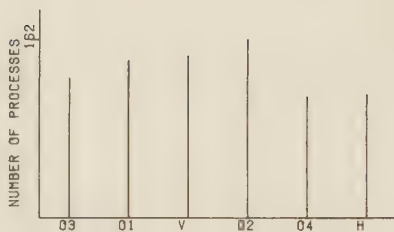


Abb. 84
Dendriten
Kategorie 0
Area 10
li. Hemisphäre
Lamina V

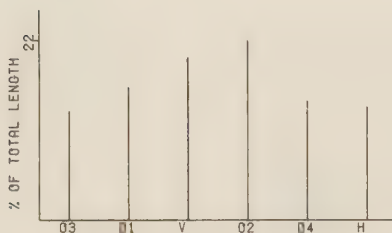
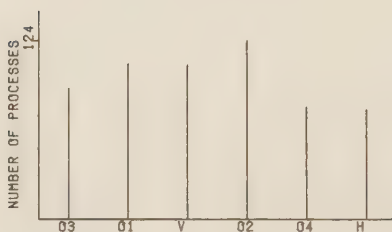


RAT=5 AR=10L SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=160 CHI=4.7
0.01 0.10 0.50 0.40 0.20 0.40



RAT=11 AR=10L SEC=99 DA=1 TYP=99 NR=801 CHI=16.0
0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

Abb. 85
Dendriten
Kategorie 99
Area 10
li. Hemisphäre
Lamina VI



RAT=11 AR=10L SEC=99 DA=1 TYP=0 NR=584 CHI=18.4
0.02 0.02 0.01 0.01 0.01 0.01

Abb. 86
Dendriten
Kategorie 0
Area 10
li. Hemisphäre
Lamina VI

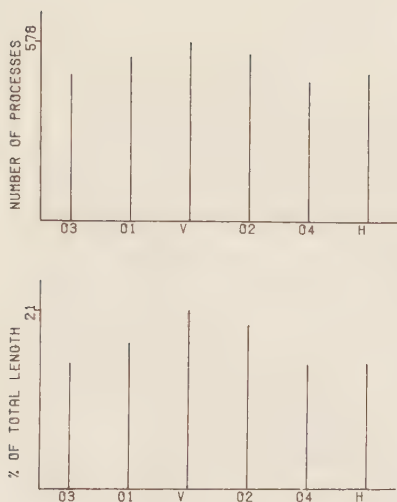


Abb. 87
Dendriten
Kategorie 99
Area 10
li. Hemisphäre
Laminae II-VI

RAT=11 AR=10L SEC=99 OA=1 TYP=99 NR=3051 CHI=23.0
0.01 0.01 0.01 0.01 0.01 0.01

ausschließlich die longitudinale und die anteromediale Richtung bevorzugt: so bilden die Segmente V und O 2 in der Lamina VI einen Doppelgipfel, während in der Schicht V der longitudinale Verlauf etwas stärker prononciert ist.

Mit Ausnahme der Laminae IV und V sind die Ergebnisse der Chi²-Tests signifikant ($p < 0.025$ bis < 0.001); signifikante t-Test-Ergebnisse finden sich nur in der Schicht VI und der Schichtensumme. Die Übereinstimmung der jeweiligen Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen ist mäßig bis gut.

AREA 10 LAMINA II-VI

LINKS

RECHTS

Typ	X ²	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H	X ²	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H
0	••			•				••			••	•		
1				•				•			••			
2					•							•		
3				•				homogene V.						
11					•					•				
12			•					•			•	••		•
13					••						•			
21				••							••			•
22				•		•				••				
23		••		•							•	••		
99	••			•				••			•	•		

Tabelle 5 Vorzugsrichtungen der Dendritenkategorien 0 - 99
in der Area 10, Schichtensumme

Kategorie 0

Die Ergebnisse der Laminae II und III sowie der Schichtensumme sind mit denen der Kategorie 99 nahezu identisch; in der Schicht IV wurden ausschließlich zellverbundene Dendriten vermessen.

In der Lamina V tritt das anteromediale Winkelsegment in den Hintergrund, statt dessen ist hier das anterolaterale Segment sekundär betont; in der Lamina VI ist die anteromediale Verlaufsrichtung stärker bevorzugt als die longitudinale.

AREA 10

		LINKS							RECHTS						
Lamina	Typ	X ²	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H	X ²	O ₃	O ₁	V	O ₂	O ₄	H
II+III	1			••	•		•					••			
	3				•	••					••		•		
	11														
	13														
	21														
	23														
IV	1				••							•			•
	3				••		•				•				••
	11				••	•					••		••		
	13				••							••		•	
	21				•	••									
	23		••			•					••			••	
V	1				••				•	•	•				
	3				•				homogene V.						
	11					•				••	•				
	13	•				••		•				•			
	21					•						••		•	
	23		••				••					••	••		
VI	1				••	•						••	•		
	3		••		••							••		•	
	11														
	13										••		••		
	21		•		••							•	•		•
	23												••		

Tabelle 6 Vorzugsrichtungen primärer und tertiärer Dendriten in der Area 10

Die Ergebnisse der Chi²-Tests und der t-Tests entsprechen denen der Kategorie 99. Die Übereinstimmung der Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen ist insgesamt schwächer ausgeprägt, in der Lamina V sind deutliche Abweichungen zu registrieren.

Kategorien 1 - 23

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 5, der Vergleich der primären und tertiären Dendriten ist in der Tabelle 6 dargestellt (s.S. 90 u. 91).

3.1.18 Area 10, Dendriten im Hemisphärenvergleich

Kategorie 99

In dieser Area läßt sich nur eine schwache Tendenz zu symmetrischem Verhalten der bevorzugten Winkelbereiche konstatieren, und zwar in dem Sinne, daß in beiden Hemisphären vorwiegend die drei um die longitudinale Achse angeordneten Segmente präferiert sind.

Dabei sind die Gesamtlängenverteilungen beider Hemisphären von Schicht zu Schicht allerdings recht polymorph; als extreme Beispiele dafür seien die Laminae IV und die Schichtensummen genannt:

Bei ersteren resultiert eine deutliche Seitendifferenz aus dem ungewöhnlichen Gipfel im transversalen Segment auf der rechten Seite und der ausgeprägten Dominanz des anterolateralen Segmentes auf der linken. Bei den Schichtensummen liegen sogar nahezu kongruente Verteilungen vor.

Kategorie 0

Bei den nicht-zellverbundenen Dendriten besteht eine Ähnlichkeit der Verteilungsmuster beider Hemisphären in den Laminae V und den Schichtensummen. Ein Vergleich der Laminae IV erfolgte nicht, da linksseitig ausschließlich zellverbundene Dendriten erfaßt wurden.

Häufigkeitsverteilungen

Beide Dendritenkategorien weisen in der linken Hemisphäre eine geringere Anzahl signifikanter χ^2 -Test-Ergebnisse auf.

3.2 Morphologie der Dendritenfelder

3.2.1 Tangentiale Ausdehnung

Die Vermessung der individuellen Dendritenfelder erfolgte entsprechend der im Kapitel 2 dargestellten Methode; die Maxima, Minima und Durchschnittswerte der Längsdurchmesser der einzelnen Zelltypen sind in der Tabelle 7 für die drei untersuchten Areae zusammenfassend dargestellt.

Area	Zelltyp	n _{bds}	Ave _l	Ave _{bds}	Ave _r	Max	Min	[μ m]
3	0	48	243	244	250	369 l	148 l	
	1	43	270	260	254	361 r	157 r	
	2	38	215	216	216	354 r	97 r	
4	0	69	282	268	260	435 r	138 r	
	1	24	284	282	279	380 r	209 r	
	2	18	250	277	303	411 r	131 l	
10	0	151	180	207	240	425 r	77 l	
	1	17	211	250	293	371 r	148 l	
	2	20	163	204	255	415 r	100 l	

Tabelle 7 Längsdurchmesser der Dendritenfelder

Zelltyp: 0 = nicht identifizierte Zelle, 1 = Pyramidenzelle, 2 = Sternzelle, n = Anzahl der Felder; Ave = durchschnittlicher Längsdurchmesser (LD); Max = maximaler LD; Min = minimaler LD; l = links; r = rechts; bds = beidseits; die Zahlenwerte sind jeweils gerundet.

Fast ausnahmslos weisen die Pyramidenzellen den größten durchschnittlichen Längsdurchmesser und seine geringste Variationsbreite auf; die anderen Zelltypen zeigen bezüglich dieser Parameter ein regionär inhomogenes Verhalten.

In den folgenden Diagrammen (Abb. 88 - 99) sind die Längs- und Querdurchmesser der Dendritenfelder jeweils beider

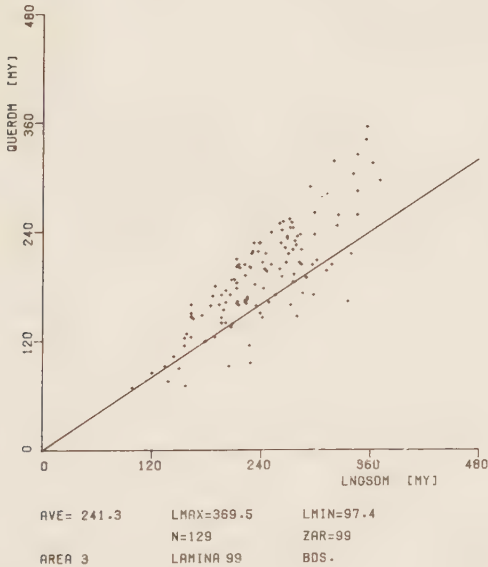
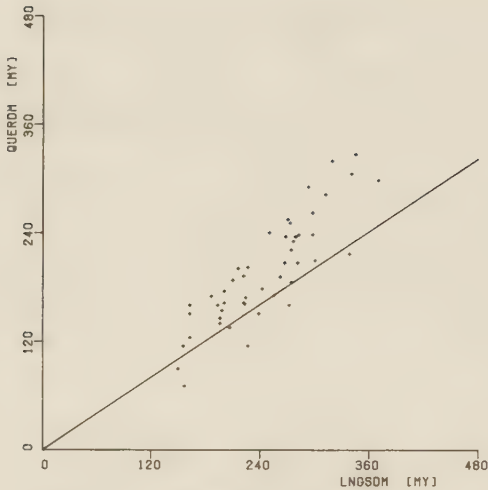


Abb. 88

Längen / Breiten - Verhältnis der Dendritenfelder aller Zelltypen der Area 3

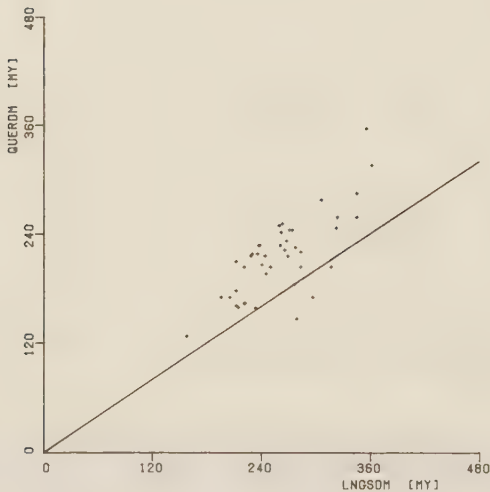
LNGSDM = Längsdurchmesser (LD); QUERDM = Querdurchmesser; MY = μm ; AVE = durchschnittlicher LD; LMAX = maximaler LD; LMIN = minimaler LD; N = Anzahl der vermessenen Felder; ZAR = Zellart (= Zelltyp, 99 = alle Zelltypen); LAMINA 99 = Schichtensumme; BDS = beidseits



AVE= 244.5 LMAX=369.5 LMIN=148.5
 N=48 ZAR=0
 AREA 3 LAMINA 99 BDS.

Abb. 89

L / B - Verhältnis
 der Dendriten-
 felder nicht
 identif. Zellen
 der Area 3



AVE= 260.4 LMAX=361.2 LMIN=156.8
 N=43 ZAR=1
 AREA 3 LAMINA 99 BDS.

Abb. 90

L / B - Verhältnis
 der Dendritenfel-
 der von Pyramiden-
 zellen der Area 3

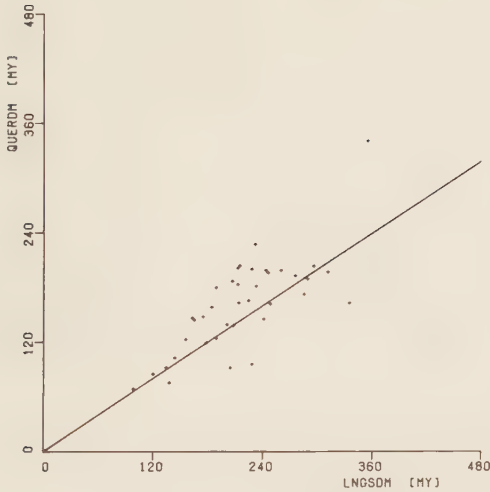


Abb. 91

L / B - Verhältnis
der Dendritenfel-
der von Sternzel-
len der Area 3

AVE= 215.6 LMAX=354.1 LMIN=97.4
N=38 ZAR=2
AREA 3 LAMINA 99 BDS.

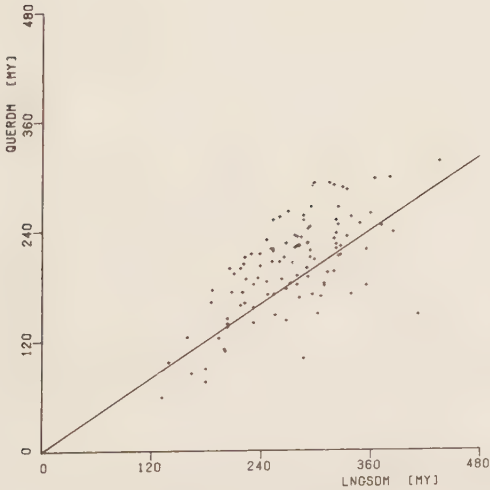


Abb. 92

L / B - Verhältnis
der Dendritenfel-
der aller Zellty-
pen der Area 4

AVE= 272.8 LMAX=434.9 LMIN=130.7
N=111 ZAR=99
AREA 4 LAMINA 99 BDS.

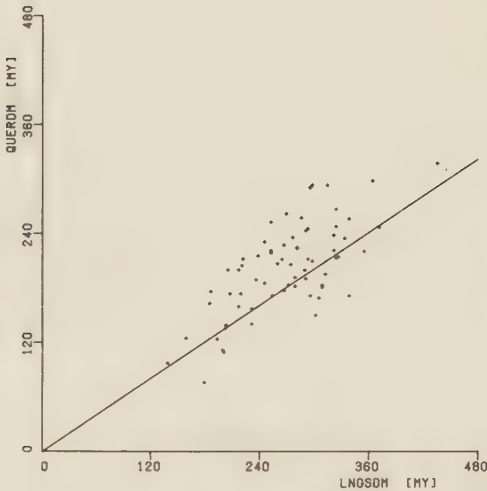


Abb. 93

L / B - Verhältnis
der Dendritenfel-
der nicht identif.
Zellen der Area 4

AVE= 268.4	LMAX=434.9	LMIN=137.8
	N=69	ZAR=0
AREA 4	LAMINA 99	BDS.

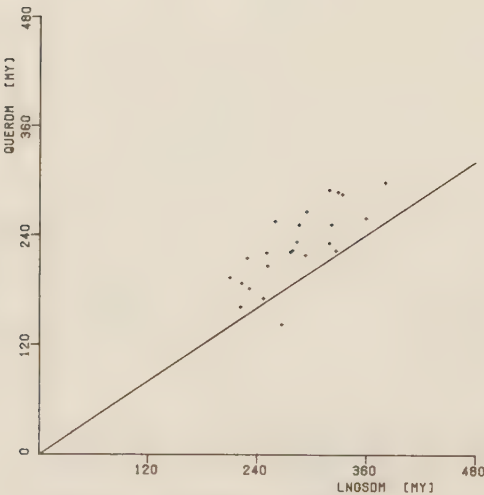
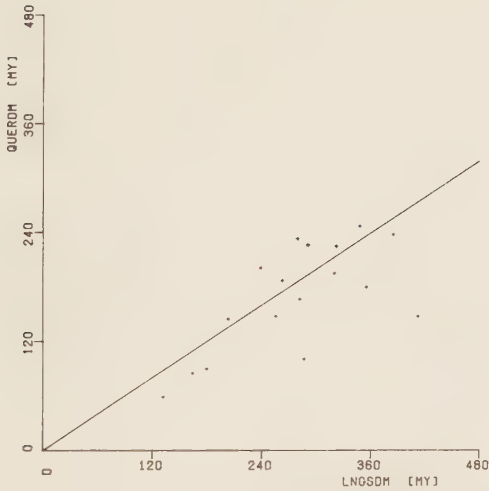


Abb. 94

L / B - Verhältnis
der Dendritenfel-
der von Pyramiden-
zellen der Area 4

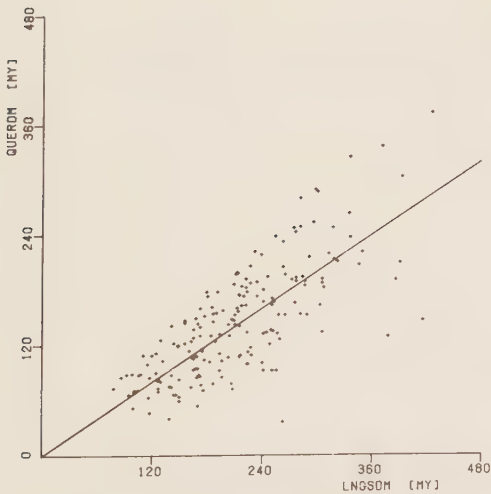
AVE= 282.2	LMAX=380.2	LMIN=209.1
	N=24	ZAR=1
AREA 4	LAMINA 99	BDS.



AVE= 276.9 LMAX=411.1 LMIN=130.7
 N=18 ZAR=2
 AREA 4 LAMINA 99 BDS.

Abb. 95

L / B - Verhältnis
 der Dendritenfel-
 der von Sternzel-
 len der Area 4



AVE= 210.8 LMAX=425.4 LMIN=77.2
 N=188 ZAR=99
 AREA 10 LAMINA 99 BDS.

Abb.96

L / B - Verhältnis
 der Dendritenfel-
 der aller Zellty-
 pen der Area 10

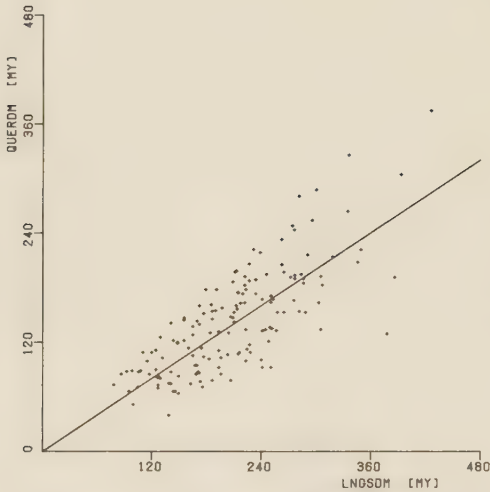


Abb. 97

L / B- Verhältnis
der Dendritenfel-
der nicht identif.
Zellen der Area 10

AVE= 207.3	LMAX=425.4	LMIN=77.2
	N=151	ZAR=0
AREA 10	LAMINA 99	BDS.

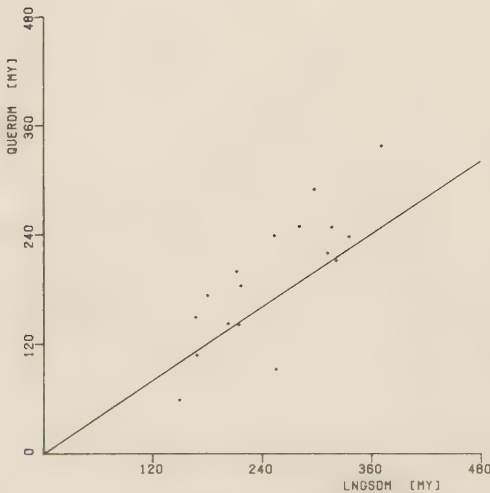


Abb. 98

L / B - Verhältnis
der Dendritenfel-
der von Pyramiden-
zellen der Area 10

AVE= 249.7	LMAX=370.7	LMIN=148.5
	N=17	ZAR=1
AREA 10	LAMINA 99	BDS.

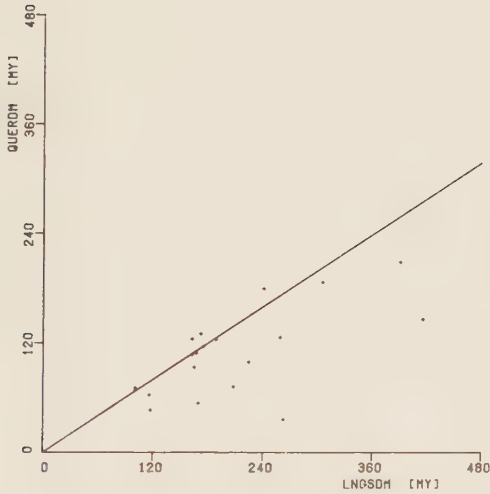


Abb. 99

L / B - Verhältnis
der Dendritenfel-
der von Sternzel-
len der Area 10

AVE= 204.2	LMAX=414.7	LMIN=99.8
	N=20	ZAR=2
AREA 10	LAMINA 99	BDS.

Hemisphären gegeneinander aufgetragen. Die Gerade durch den Nullpunkt entspricht einem Längen/Breitenverhältnis von 1.5 und separiert zirkuläre und ovale Dendritenfelder.

3.2.2 Häufigkeit orientierter Dendritenfelder

Orientierte Dendritenfelder sind in allen untersuchten Rindenabschnitten am häufigsten bei den Sternzellen zu verzeichnen (s. Tabelle 8), dies allerdings mit einer ausgeprägten Variationsbreite: In den Areae 3 ist nur etwa ein Drittel der Sternzellen orientiert, in den Areae 4 mehr als die Hälfte und in den Areae 10 sind es 78 bzw. 82% (Zahlenwerte jeweils gerundet). Dabei sind die Ergebnisse in den Areae 3 und 4 seitengleich und in den Areae 10 nur geringfügig seitendifferent.

Lokalisation		Ø identifiz. Zellen			Pyramidenzellen			Sternzellen		
Area	Seite	n	n	%	n	n	%	n	n	%
		total	orient.	or.	total	orient.	or.	total	orient.	or.
3	links	38	7	18	17	2	12	19	6	32
	rechts	10	1	10	26	2	8	19	6	32
	beidseits	48	8	17	43	4	9	38	12	32
4	links	26	6	23	16	1	6	9	5	56
	rechts	43	16	37	8	0	0	9	5	56
	beidseits	69	22	32	24	1	4	18	10	56
10	links	83	40	48	9	4	44	11	9	82
	rechts	68	29	43	8	1	13	9	7	78
	beidseits	151	69	46	17	5	29	20	16	80

Tabelle 8 Häufigkeit orientierter Dendritenfelder

Die Dendritenfelder der Pyramidenzellen sind tangential überwiegend von zirkulärer Form. Bei schwacher Seitenübereinstimmung variieren die Prozentsätze orientierter Dendritenfelder von 0% in der rechten Area 4 bis zu 44% in der linken Area 10.

Die prozentualen Anteile orientierter Dendritenfelder der nicht identifizierten Zellen zeigen nur geringe Seitenübereinstimmung und liegen - mit einer Variationsbreite von 10% in der rechten Area 3 bis zu 48% in der linken Area 10 - zwischen den Werten der Sternzellen und Pyramidenzellen.

Aus den relativ hohen Prozentsätzen orientierter Dendritenfelder bei den nicht identifizierten Zellen und den Sternzellen und den vergleichsweise niedrigen Werten bei den Pyramidenzellen könnte der Schluß gezogen werden, daß die nicht identifizierten Zellen im wesentlichen unerkannte dornenreiche Sternzellen ("spiny stellates") seien. Eingedenk der Tatsache, daß die Golgi-Technik bevorzugt Pyramidenzellen imprägniert und in Anbetracht der vorliegenden Zelltyp-Relationen kann aber davon ausgegangen werden, daß etwa die Hälfte der Neurone der Kategorie 0 realiter Pyramidenzellen sind.

3.2.3 Winkelverteilung orientierter Dendritenfelder

Vorbemerkung zu den Abb. 100-102:

Die Segmenteinteilung entspricht der in der vorliegenden Arbeit allgemein verwendeten; die 30°-Segmente sind zusätzlich gedrittelt. Die einzelnen Laminae sind in konzentrischen Kreisen angeordnet, des größeren Raumbedarfes der tieferen Schichten und vor allem der Schichtensumme wegen sind die superfiziellen, Pia-nahen Laminae zentral platziert. Die Befunde beider Hemisphären sind in einer Abbildung dargestellt, die der spiegelbildlich geklappten Projektion der Neurone der linken auf die der rechten Hemisphäre entspricht.

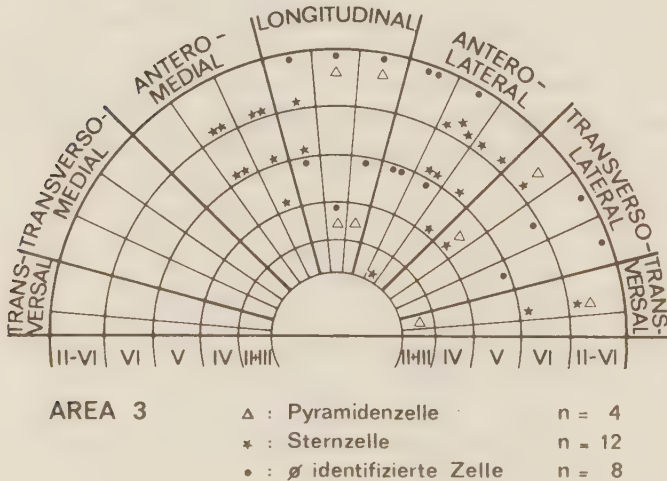


Abb. 100 Winkelverteilung orientierter Dendritenfelder der Area 3

Area 3 (s. Abb. 100)

Von den insgesamt 24 orientierten Zellen finden sich die 4 Pyramidenzellen auf das longitudinale, das transversolaterale und das transversale Winkelsegment beschränkt. Die 12 Sternzellen zeigen eine leichte Bevorzugung des anteromedialen und des anterolateralen Bereiches, und die 8 nicht identifizierten Zellen verteilen sich nahezu gleichmäßig auf die drei Segmente des Winkelbereiches von 15 - 105°. Auffällig ist ferner die Tatsache, daß der Bereich von 135 - 180° in allen Laminae durchgehend zellfrei ist.

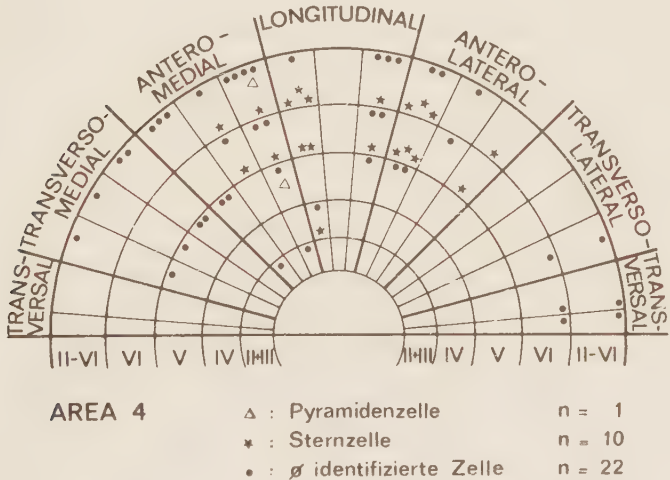


Abb. 101 Winkelverteilung orientierter Dendritenfelder der Area 4

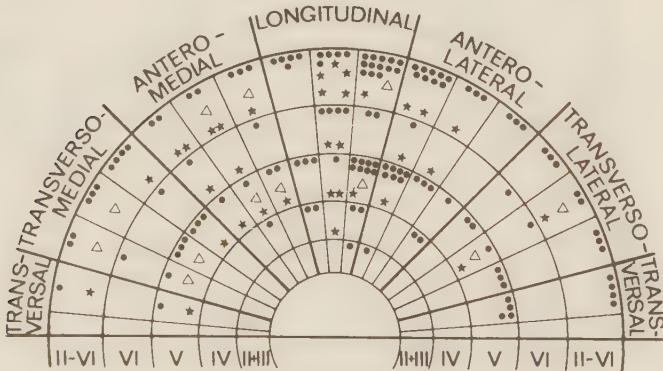
Area 4 (s. Abb. 101)

Insgesamt wurden hier 33 orientierte Neurone erfaßt. Die 10 Sternzellen sind auf die drei um die longitudinale Achse angeordneten Winkelsegmente beschränkt. Die 22 nicht identifizierten Zellen verteilen sich diffus auf den Bereich

von $0 - 165^\circ$, und zwar unter leichter Betonung des antero-medialen Segmentes, in dem auch die einzige orientierte Pyramidenzelle angesiedelt ist.

Area 10 (s. Abb. 102)

Verglichen mit den Areae 3 und 4 weist dieses Gebiet bei allen Zelltypen die höchsten Prozentsätze orientierter Dendritenfelder auf: insgesamt wurden 90 Neurone als orientiert klassifiziert. Die 6 Pyramidenzellen verteilen sich unter Ausklammerung des anterolateralen und des transversalen Segmentes weitgehend gleichmäßig auf die restlichen vier Winkelbereiche. Bei den 17 Sternzellen findet sich eine leichte Betonung des anteromedialen, des longitudinalen und des anterolateralen Segmentes. Die 67 nicht identifizierten Zellen sind - bei ansonsten recht homogener Verteilung - im Bereich von $65 - 85^\circ$ deutlich gehäuft anzutreffen.



AREA 10

Δ : Pyramidenzelle	n = 6
★ : Sternzelle	n = 17
• : ø identifizierte Zelle	n = 67

Abb. 102 Winkelverteilung orientierter Dendritenfelder der Area 10

Arealvergleich

In allen drei Areae zeigen die Sternzellen eine deutliche Bevorzugung des Winkelbereiches von $\pm 45^\circ$ um die longitudinale Achse. Im selben Winkelbereich sind auch die nicht identifizierten Neurone der Area 10 gehäuft; die Verteilung der wenigen orientierten Pyramidenzellen läßt kein Präferenzmuster erkennen.

4 Diskussion

Die tangentielle Organisation corticaler Neurone und ihrer Fortsätze ist erst seit etwa zwei Jahrzehnten Gegenstand neuroanatomischer Forschung. In einer Reihe von quantitativen licht- und elektronenmikroskopischen Arbeiten (COLONNIER, 1964; WONG, 1967; SELDON und KEYSERLINGK, 1978; GLASER et al., 1979; STEFFEN und van der LOOS, 1980) konnte nachgewiesen werden, daß die Neuronenfortsätze auch in der Tangentialebene nicht zufällig angeordnet oder homogen verteilt sind, sondern bevorzugte Verlaufsrichtungen erkennen lassen, die möglicherweise die strukturelle Grundlage der funktionellen corticalen Inhomogenität bilden.

Ein Teil der genannten Autoren hat sich allerdings auf die Untersuchung eines einzelnen Hirngebietes oder einer einzigen Schicht beschränkt, bisweilen basieren ihre Befunde auch auf der Auswertung einer sehr geringen Zahl von Messungen (z.B. GLASER et al., 1979).

Aussagen über potentiell allgemein vorhandene Vorzugsrichtungen, lokale Unterschiede, ihre funktionelle Bedeutung und mögliche Entstehungsmechanismen lassen sich jedoch erst aus vergleichenden Untersuchungen mehrerer, unterschiedlich organisierter Rindengebiete ableiten. Ebenso erscheint die Anwendung statistischer Testverfahren nur sinnvoll, wenn die zu prüfenden Ergebnisse an repräsentativen Stichproben gewonnen wurden.

Wir haben daher in drei funktionell unterschiedlichen Arealen des Rattencortex mehr als 30.000 Messungen an Neuronenfortsätzen mit Bestimmung ihrer Verlaufsrichtungen durchgeführt und ihre Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen auf definierte Winkelsegmente berechnet. Die Ergebnisse unserer Untersuchung bestätigen die allgemeine Exi-

stanz von Vorzugsrichtungen und sollen zunächst noch einmal unter komparativen Aspekten referiert werden.

4.1 Zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse

Allgemein sind in den untersuchten Gebieten im wesentlichen drei Verlaufsrichtungen bevorzugt, nämlich die longitudinale und - mit wechselnder Häufigkeit und Ausprägung - die anterolaterale und die anteromediale Richtung (s. Abb. 103).

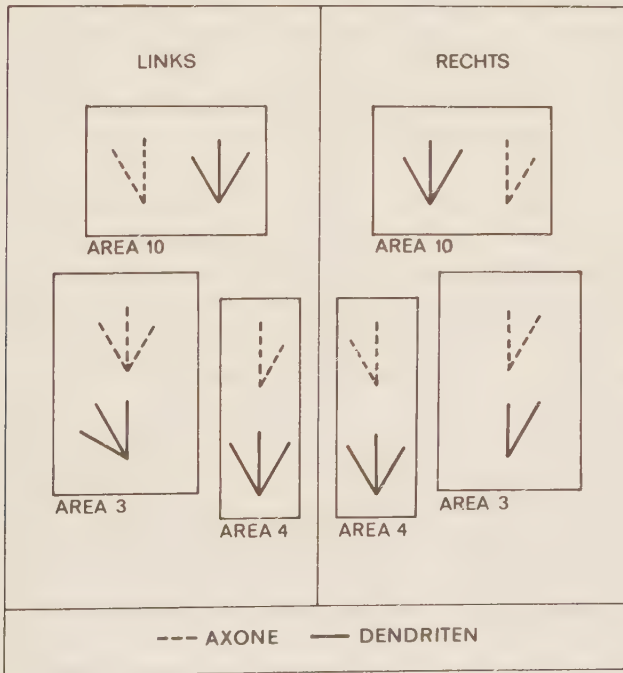


Abb. 103 Allgemeine Vorzugsrichtungen der Neuronenfortsätze

Dieses Muster ist - bei weitgehender Übereinstimmung der jeweiligen Häufigkeits- und Gesamtlängenverteilungen - in der somatosensorischen Area 3 und der gemischt sensomotorischen Area 4 deutlicher ausgebildet als in der rein motorischen Area 10 und jeweils bei den Axonen einheitlicher als bei den Dendriten.

Die allgemeinen Vorzugsrichtungen sind in beiden Hemisphären etwa spiegelsymmetrisch angeordnet. Seitendifferenzen ergeben sich für die Areae 3 und 4 aus der Bevorzugung größerer Winkelbereiche in der linken Hemisphäre, während die Verlaufsrichtungen in der Area 10 durch eine ausgeprägtere Heterogenität gekennzeichnet sind. Diese Befunde korrespondieren mit der makroskopischen Asymmetrie der Rattenhirnrinde (DIAMOND et al., 1980) und der auch bei dieser Species nachgewiesenen Hemisphärendominanz (PETERSON, 1931; SHERMAN et al., 1980).

Besonders auf laminärer Ebene sind Abweichungen von den übergeordneten Mustern, wie Verschiebungen in der Reihenfolge der bevorzugten Segmente oder Beschränkungen auf zwei Hauptverlaufsrichtungen zu beobachten. Seltener finden sich auch zusätzliche Bevorzugungen transversolateraler oder transversaler Verläufe, wie sie von COLONNIER (1964) bei den Axonen der Laminae I und V im visuellen Cortex der Katze beschrieben wurden. Ein einheitliches Ordnungsprinzip dieser lokalen Vorzugsrichtungen ist nicht erkennbar, wahrscheinlich sind sie durch die laminäre Trennung der thalamocorticalen, cortico-corticalen und corticofugalen Fasersysteme (LUND, J.S. et al., 1979) und die daraus resultierende Komplexität der Verschaltungsmuster bedingt.

Prinzipiell ist auch eine Beeinflussung lokaler Vorzugsrichtungen durch besondere sublaminaire Neuronenformationen wie die "barrels" der Lamina IV zu diskutieren. Diese für die somatosensorischen Rindengebiete von Nagern charakteri-

stischen, tonnenförmigen Zellaggregationen werden als laminäres Äquivalent der funktionellen Säulen interpretiert (WOOLSEY, T.A. und van der LOOS, 1970) und weisen in ihren Wänden und Lumina unterschiedliche, statistisch signifikante Vorzugsrichtungen auf (STEFFEN und van der LOOS, 1980). Diese Befunde sind in bezug auf die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit allerdings von eingeschränkter Bedeutung, da bei der Ratte in Übereinstimmung mit unseren Beobachtungen "barrels" nur außerhalb der von uns untersuchten Areale nachgewiesen werden konnten (WELKER, C. und WOOLSEY, T.A., 1974; WELKER, C., 1976).

Eine Gegenüberstellung der Verlaufsrichtungen von primären und tertiären Dendriten ergibt - abweichend von den Befunden COLONNIERS (1964) - für die Dendriten-Endsegmente aller Neuronentypen eine geringere Übereinstimmung mit den allgemeinen Mustern der Vorzugsrichtungen und damit eine stärkere Beteiligung an ihren laminären Variationen.

Wie bereits erwähnt, zeigen die Axone gegenüber den Dendriten generell ein klareres Präferenzverhalten; aufgrund der Dichte des Neuropils können die Ursprungszellen der individuellen Axone in Golgi-imprägniertem Material in der Regel allerdings nicht lokalisiert werden.

Die Beteiligung der einzelnen Neuronentypen an den referierten Vorzugsmustern erschließt sich jedoch partiell bei Betrachtung der tangentialen Geometrie ihrer Dendritenfelder: Die basalen Dendritenfelder der Pyramidenzellen sind in der Mehrzahl zirkulär, der relativ geringe Anteil ovaler oder elliptischer Felder zeigt keine bevorzugte Orientierung. Dagegen sind die Dendritenfelder der Sternzellen überwiegend orientiert und in den allgemein bevorzugten Winkelbereichen gehäuft. Die nicht identifizierten Neurone schließlich liegen hinsichtlich des Anteils orientierter Dendritenfelder und ihres Präferenzverhaltens zwischen den

Pyramiden- und Sternzellen. Es ist also festzustellen, daß die Muster der Vorzugsrichtungen der Dendriten wesentlich durch die Interneurone geprägt zu sein scheinen. Ähnliches mag auch für die Axone gelten.

4.2 Morphologische und funktionelle Korrelate der Vorzugsrichtungen

Die referierten Vorzugsrichtungen lassen Beziehungen sowohl zur allgemeinen Hirnmorphologie als auch zur funktionellen Topographie der einzelnen Gebiete und den Verlaufsrichtungen ihrer thalamischen Afferenzen erkennen:

Die in beiden Hemisphären überwiegend bevorzugte, longitudinale Verlaufsrichtung korreliert zunächst einmal mit der Symmetrieachse des Gehirns, ein Befund, der auch von COLONNIER (1964) und SELDON und KEYSERLINGK (1978) bestätigt wird. Nach SUGITA (1917) ist dies zugleich die Hauptwachstumsrichtung des Rattenhirns: einer Breitenzunahme von nur 79% steht eine Längenzunahme von 135% gegenüber.

Zum anderen entspricht die longitudinale Richtung in den Areae 3 und 10 aber auch der Hauptrichtung der thalamischen Afferenzen, die etwa am kaudalen Rand der Area 3 ihren Ursprung nehmen (ZEMAN und INNES, 1963).

Um zu der Area 4 zu gelangen, müssen die Thalamusfasern einen schrägen, nach medial gerichteten Verlauf nehmen, entsprechend findet sich bei den Axonen dieses Gebietes eine Bevorzugung der anteromedialen Richtung. Gleichartige Beobachtungen sind auch von FLEISCHHAUER und LAUBE (1977) und MAURER und FLEISCHHAUER (1979) publiziert worden.

Die anterolateralen Vorzugsrichtungen in den Areae 3 und 4 korrespondieren mit der schrägen Projektion der Extremitätenachsen, die nach den Untersuchungen von WELKER, C. (1971) mit der Fissura sagittalis Winkel von etwa $20-30^{\circ}$ bilden. Ähnliche Übereinstimmungen von Vorzugsrichtungen sind von COLONNIER (1964) für die vertikale Gesichtsfeldachse und von GLASER et al. (1979) für die Isofrequenzlinien beschrieben worden.

Schwerer zu interpretieren sind die schrägen Verlaufsrichtungen in der Area 10, da dieses Gebiet elektrophysiologisch bislang bis auf die Arbeiten von HALL und LINDHOLM (1974) und DONOGHUE und WISE (1982) noch wenig erforscht worden ist.

WELKER, W.I. (1964) hat mit Zeitlupenaufnahmen den Bewegungsablauf der Tasthaare bei der Ratte untersucht und fand repetitive, hochfrequente Wellenbewegungen des gesamten "mystacial pad", nicht jedoch Stellvorgänge einzelner Vibrissae. Dieser motorischen Undifferenziertheit entspricht die relative Heterogenität der Vorzugsrichtungen in dem von uns untersuchten Teil der Area 10.

4.3 Entwicklungsgeschichtliche Aspekte

Über die embryonale und postnatale Entwicklung der Neuronenfortsätze liegen bisher nur relativ wenige fundierte Erkenntnisse vor. Dies gilt besonders für die Mechanismen ihrer räumlichen Ausbreitung, den Stellenwert intrinsischer und extrinsischer Faktoren und die Wechselwirkungen zwischen Axonen und Dendriten.

Die Axone der einzelnen Neuronentypen zeigen in der Vertikalebene charakteristische Verzweigungsmuster (CAJAL, 1911;

SHOLL, 1956; COLONNIER, 1966; JONES, 1975, SZENTAGOTHAI, 1976), die wahrscheinlich genetisch determiniert sind (LUND, R.D., 1978). Diese Annahme wird unter anderem gestützt durch Untersuchungen des Fortsatzwachstums von Rückenmarksneuronen in vitro (SOBKOWICZ et al., 1968) und durch den Nachweis von biochemischen Besonderheiten der Wachstumskegel ("growth cones") verschiedener Axontypen (PFENNINGER und MAYLIE-PFENNINGER, 1976).

Für das topographisch geordnete Einstrahlen der thalamischen Afferenzen in die "cortical plate" und ihre spezifische laminäre Verteilung werden als ätiologische Faktoren neben anderen die räumliche Anordnung der Axone innerhalb der Faserbündel, die Existenz von "Pionierfasern", glialen Leitschienen und chemischen Gradienten, ein spezifisches Zellerkennungsvermögen der Axone sowie "postsynaptische" Hemmfaktoren diskutiert (LUND, R.D., 1978).

Während der postnatalen Cortexreifung vollzieht sich unter dem stabilisierenden Einfluß der Umweltreize eine graduelle Reduktion der ursprünglichen Faserausbreitung innerhalb der einzelnen Zielgebiete, vermutlich durch Elimination von Axonen, die keine adäquaten Synapsen bilden konnten (INNOCENTI et al., 1977; INNOCENTI und FROST, 1980). Werden die funktionellen Determinanten dieses normalen Entwicklungsprozesses experimentell ausgeschaltet, z.B. durch Läsion der peripheren Rezeptoren, so resultiert die Ausbildung abnormer Faserverläufe (KILLACKY et al., 1976; LUND, R.D. et al., 1978). Eine "vikariierende" Ausbreitung heterologer Fasern in deafferenzierte Rindengebiete konnte von WISE und JONES (1978) in einer Untersuchung der thalamocorticalen und Kommissurenfasern bei der Ratte jedoch nicht nachgewiesen werden.

Verzweigungsmodus, Segmentlänge und Wachstumsrichtung der Dendriten sind nach der Theorie von VAUGHN et al. (1974)

vom synaptogenen Einfluß benachbarter Axone auf die Filopodien der dendritischen Wachstumskegel abhängig. In Übereinstimmung mit dieser Annahme sind bei deafferenzierten Neuronen allgemein eine nur unvollständige Ausbildung der Dendritenbäume und verminderte Spine-Dichten zu beobachten (LUND, R.D. 1978).

BERRY und BRADLEY (1976) und BRADLEY und BERRY (1976) hingegen kamen in einer Weiterentwicklung der Theorie von VAUGHN et al. aufgrund von Untersuchungen an Rindenneuronen sowie normalen und deafferenzierten Purkinje-Zellen zu dem Schluß, daß das initiale Dendritenwachstum von intrinsischen Faktoren geprägt sei. Diese Hypothese steht im Einklang mit dem in der vorliegenden Arbeit beschriebenen, unterschiedlichen Präferenzverhalten der initialen und terminalen Dendritensegmente; für sie spricht ferner auch die Tatsache, daß die charakteristischen Formen der Dendritenverzweigung differenter Neuronentypen selbst bei vollständiger Isolation der Zellen und Züchtung in speziellen Nährmedien erkennbar bleiben (PRIVAT, 1975).

Dagegen kann die räumliche Orientierung der Dendritenfelder corticaler Neurone durch sensorische Deprivation oder Aufzucht von Versuchstieren in selektiven Wahrnehmungsfeldern sowohl in der Vertikalebene (VALVERDE, 1968; BORGES und BERRY, 1976; CONNOR et al., 1982) als auch in der Tangentialebene (STEFFEN und van der LOOS, 1980; TIEMAN und HIRSCH, 1982) modifiziert werden und unterliegt damit offenbar im wesentlichen funktionellen Einflüssen.

Welche genetischen und extrinsischen Faktoren im einzelnen bei der Entwicklung der komplexen corticalen Strukturen wirksam werden, bleibt also Gegenstand zum Teil kontroverser Diskussionen.

Zur weiteren Aufklärung der Entstehungsmechanismen tangentialer Vorzugsrichtungen erscheinen uns vergleichende quantitative Untersuchungen an normalen und experimentell behandelten Gehirnen unterschiedlicher Reifungsstadien erforderlich.

5 Zusammenfassung

In der vorliegenden lichtmikroskopischen Arbeit wurden mit quantitativen Methoden an Golgi-imprägnierten Tangential-schnitten die Verlaufsrichtungen von Dendriten und Axonen der Areae 3, 4 und 10 des Rattencortex bestimmt und die tangentielle Geometrie der Dendritenfelder verschiedener Neuronentypen untersucht.

Die dazu unter Verwendung eines elektronischen Bildanalyse-Systems an einer großen Zahl von Fortsätzen durchgeführten Messungen wurden mit Hilfe eines Computerprogramms nach Hemisphären, Schichten, Neuronentyp und Fortsatzart getrennt ausgewertet; die Signifikanzprüfung der Ergebnisse erfolgte mit dem Chi-Quadrat- und t-Test.

Es konnten - bei weitgehend spiegelsymmetrischen Befunden beider Hemisphären - zwei Kategorien von signifikant bevorzugten, tangentialen Verlaufsrichtungen nachgewiesen werden: 1. allgemeine, überregional vorhandene und 2. lokale, laminär unterschiedliche Vorzugsrichtungen.

Allgemein bevorzugt sind die longitudinale und die benachbarten schrägen Verlaufsrichtungen. Dieses Muster ist in den einzelnen Areae und bei Axonen und Dendriten unterschiedlich deutlich ausgeprägt, sowie von der Ordnungszahl der Fortsätze und vom Neuronentyp abhängig. Letzteres ergibt sich daraus, daß die Dendritenfelder der Pyramidenzellen in der Regel zirkulär, die der Sternzellen jedoch überwiegend oval geformt und damit in der Tangentialebene orientiert sind.

Die lokalen Vorzugsrichtungen lassen kein einheitliches Ordnungsprinzip erkennen und scheinen durch die spezifischen Funktionen der einzelnen Laminae geprägt zu sein.

Demgegenüber korrelieren die übergeordneten Vorzugsrichtungen sowohl mit der allgemeinen Hirnsymmetrie und der corticalen Wachstumsrichtung als auch mit der topographischen Gliederung der untersuchten Gebiete und der Verlaufsrichtung ihrer thalamischen Afferenzen.

Auf der Basis der referierten und partiell auch von anderen Autoren bestätigten Befunde sowie neurophysiologischer und entwicklungsgeschichtlicher Forschungsergebnisse werden u.a. die funktionelle Bedeutung tangentialer Vorzugsrichtungen und der Einfluß genetischer und extrinsischer Faktoren diskutiert.

Zur weiteren Aufklärung der Entstehungsmechanismen werden vergleichende morphometrische Untersuchungen an Cortices verschiedener Reifungsgrade vorgeschlagen.

6 Literaturverzeichnis

- ABELES, M. and GOLDSTEIN, M.H.: Functional architecture in cat primary auditory cortex: Columnar organization and organization according to depth.
J. Neurophysiol. 33 : 172 (1970)
- AKERS, R.M. and KILLACKEY, H.P.: Organization of corticocortical connections in the parietal cortex of the rat.
J. Comp. Neurol. 181 : 513 (1978)
- ASANUMA, H.: Recent developments in the study of the columnar arrangement of neurons within the motor cortex.
Physiol. Rev. 55 : 143 (1975)
- ASANUMA, H. and ROSEN, I.: Topographical organization of cortical efferent zones projecting to distal forelimb muscles in the monkey.
Exp. Brain Res. 14 : 243 (1972)
- BERRY, M. and BRADLEY, P.M.: The application of network analysis to the study of branching patterns of large dendritic fields.
Brain Res. 109 : 111 (1976)
- BORGES, S. and BERRY, M.: Preferential orientation of stellate cell dendrites in the visual cortex of the dark-reared rat.
Brain Res. 112 : 141 (1976)
- BRADLEY, P.M. and BERRY, M.: The effects of reduced climbing and parallel fibre input on Purkinje cell dendritic growth.
Brain Res. 109 : 133 (1976)

BRODMANN, K.: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues.

Leipzig: J.A. Barth (1909)

BÜLAU, P.: Vorzugsrichtungen von Fasersystemen in der Tangentialebene von Lamina I des Neocortex der Ratte.

Z. mikrosk.-anat. Forsch. 94 : 913 (1980)

BUTLER, A.B. and JANE, J.A.: Interlaminar connections of rat visual cortex: An ultrastructural study.

J. Comp. Neurol. 174 : 521 (1977)

CAJAL, RAMON Y.: Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés. Paris: Maloine (1977). Nachdruck: Madrid; Instituto Ramon y Cajal (1955)

CAVINESS, V.S. and FROST, D.O.: Tangential organization of thalamic projections to the neocortex in the mouse.

J. Comp. Neurol. 194 : 335 (1980)

COLONNIER, M.: The tangential organization of the visual cortex.

J. Anat. 98 : 327 (1964)

COLONNIER, M.L.: The structural design of the neocortex. In: Brain and Conscious Experience (Ed. ECCLES, J.C.), Springer, New York (1966), pp. 1 - 23

CONNOR, J.R., BEBAN, S.E., MELONE, J.H., YUEN, A. and DIAMOND, M.C.:

A quantitative Golgi study in the occipital cortex of the pyramidal dendritic topology of old adult rats from social or isolated environments.

Brain Res. 251 : 392 (1982)

- DIAMOND, M.C., DOWLING, G.A. and JOHNSON, R.E.: Morphologic cortical asymmetry in male and female rats.
Exp. Neurol. 71 : 261 (1981)
- DONOGHUE, J.P., KERMAN, K.L. and EBNER, F.F.: Evidence for two organizational plans within the somatic sensory-motor cortex of the rat.
J. Comp. Neurol. 183 : 647 (1979)
- DONOGHUE, J.P. and WISE, S.P.: The motor cortex of the rat: Cytoarchitecture and microstimulation mapping.
J. Comp. Neurol. 212 : 76 (1982)
- ECONOMO, C.v.: Der Zellaufbau der Großhirnrinde und die progressive Cerebration.
Ergebn. Psychol. 29 : 83 (1929)
- FLEISCHHAUER, K. and LAUBE, A.: A pattern formed by preferential orientation of tangential fibres in layer I of the rabbit's cerebral cortex.
Anat. Embryol. 151 : 233 (1977)
- FRITSCH, G. und HITZIG, E.: Über die elektrische Erregbarkeit des Großhirns. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. Jg 1870, S. 300 - 332
- FROST, D.O. and CAVINESS, V.S.: Radial organization of thalamic projections to the neocortex in the mouse.
J. Comp. Neurol. 194 : 369 (1980)
- GATTER, K.C. and POWELL, T.P.S.: The intrinsic connections of the cortex of area 4 of the monkey.
Brain 101 : 513 (1978)

- GLASER, E.M., van der LOOS, H. and GISSLER, M.: Tangential orientation and spatial order in dendrites of cat auditory cortex: A computer microscope study of Golgi-impregnated material.
Exp. Brain Res. 36 : 411 (1979)
- GOLDMAN, P.S. and NAUTA, W.J.H.: Columnar distribution of cortico-cortical fibers in the frontal association, limbic, and motor cortex of the developing rhesus monkey.
Brain Res. 122 : 393 (1977)
- GOLDSTEIN, M.H., ABELES, M., DALY, R.L. and McINTOSH, J.: Functional architecture in cat primary auditory cortex: tonotopic organization.
J. Neurophysiol. 33 : 188 (1970)
- HALL, R.D. and LINDHOLM, E.P.: Organization of motor and somatosensory neocortex in the albino rat.
Brain Res. 66 : 23 (1974)
- HUBEL, D.H. and WIESEL, T.N.: Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex.
J. Physiol. 160 : 106 (1962)
- HUBEL, D.H. and WIESEL, T.N.: Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex.
J. Physiol. 195 : 215 (1968)
- HUBEL, D.H. and WIESEL, T.N.: Anatomical demonstration of columns in the monkey striate cortex.
Nature 221 : 747 (1969)
- HUBEL, D.H., WIESEL, T.N. and STRYKER, M.P.: Anatomical demonstration of orientation columns in macaque monkey.
J. Comp. Neurol. 177 : 361 (1978)

- INNOCENTI, G.M., FIORE, L. and CAMINITI, R.: Exuberant projection into the corpus callosum from the visual cortex of newborn cats.
Neurosci. Letters 4 : 237 (1977)
- INNOCENTI, G.M. and FROST, D.O.: The postnatal development of visual callosal connections in the absence of visual experience or of the eyes.
Exp. Brain Res. 39 : 365 (1980)
- JONES, E.G.: Varieties and distribution of non-pyramidal cells in the somatic sensory cortex of the squirrel monkey.
J. Comp. Neurol. 160 : 205 (1975)
- JONES, E.G. and POWELL, T.P.S.: An electron microscopic study of the laminar pattern and mode of termination of afferent fibre pathways in the somatic sensory cortex of the cat.
Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B 257 : 45 (1970)
- JONES, E.G. and WISE, S.P.: Size, laminar and columnar distribution of efferent cells in the sensory - motor cortex of monkeys.
J. Comp. Neurol. 175 : 391 (1977)
- JONES, E.G., COULTER, J.D. and HENDRY, S.H.C.: Intracortical connectivity of architectonic fields in the somatic sensory, motor and parietal cortex of monkeys.
J. Comp. Neurol. 181 : 291 (1978)
- KILLACKEY, H.P., BELFORD, G., RYUGO, R. and RYOGO, D.K.: Anomalous organization of thalamocortical projections consequent to vibrissae removal in the newborn rat and mouse.
Brain Res. 104 : 309 (1976)

- KRIEG, W.J.S.: Connections of the cerebral cortex. I. The albino rat. A. Topography of the cortical areas. B. Structure of the cortical areas.
J. Comp. Neurol. 84 : 221 (1946)
- LeVAY, S., HUBEL, D.H. and WIESEL, T.N.: The pattern of ocular dominance columns in macaque visual cortex revealed by a reduced silver stain.
J. Comp. Neurol. 159 : 559 (1975)
- LORENTE de NO, R.: Architectonics and structure of the cerebral cortex. In: Physiology of the Nervous System (Ed. FULTON, J.F.)
Oxford Univ. Press, London (1938), pp.291-327
- LUND, J.S. and BOOTHE, R.G.: Interlaminar connections and pyramidal neuron organization in the visual cortex, area 17, of the macaque monkey.
J. Comp. Neurol. 159 : 305 (1975)
- LUND, J.S., LUND, R.D., HENDRICKSON, A.E., BUNT, A.H. and FUCHS, A.F.: The origin of efferent pathways from the primary visual cortex, Area 17, of the Macaque monkey as shown by retrograde transport of horseradish peroxidase.
J. Comp. Neurol. 164 : 287 (1975)
- LUND, J.S., HENRY, C.H., McQUEEN, C.L. and HARVEY, A.R.: Anatomical organization of the primary visual cortex (area 17) of the cat. A comparison with area 17 of the macaque monkey.
J. Comp. Neurol. 184 : 599 (1979)
- LUND, R.D.: Development and Plasticity of the Brain.
Oxford Univ. Press, New York (1978)

- LUND, R.D., MITCHELL, D.E. and HENRY, G.H.: Squint-induced modification of callosal connections in cats.
Brain Res. 144 : 169 (1978)
- MARIN-PADILLA, M.: Origin of the pericellular baskets of the pyramidal cells of the human motor cortex. A Golgi study.
Brain Res. 14 : 633 (1969)
- MARIN-PADILLA, M.: Three-dimensional reconstruction of the pericellular nests (baskets) of the motor (area 4) and visual (area 17) areas of the human cerebral cortex. A Golgi study.
Z. Anat. Entwickl.-Gesch. 144 : 123 (1974)
- MAURER, J. and FLEISCHHAUER, K.: Preferential orientation of small profiles in the neuropil of lamina I.
Anat. Embryol. 157 : 133 (1979)
- MOUNTCASTLE, V.B.: Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex.
J. Neurophysiol. 20 : 408 (1957)
- PENFIELD, W. and RASMUSSEN, T.: The Cerebral Cortex of Man.
MacMillan, New York (1950)
- PETERS, A. and WALSH, T.M.: A study of the organization of apical dendrites in the somatic sensory cortex of the rat.
J. Comp. Neurol. 144 : 253 (1972)
- PETERSON, G.M.: A preliminary report on right and left handedness in the rat.
J. Comp. Psychol. 12 : 243 (1931)

- PFENNINGER, K.H. and MAYLIE-PFENNINGER, M.F.: Differential lectin receptor content on the surface of nerve growth cones of different origin.
Neurosci. Abstr. 2 : 224 (1976)
- PRIVAT, A.: Dendritic growth in vitro. In: Advances in Neurology, Vol. 12, Physiology and Pathology of Dendrites (Ed. KREUTZBERG, G.W.) RAVEN PRESS, NEW YORK (1975), pp. 201-216
- RUIZ-MARCOS, A. and VALVERDE, F.: Dynamic architecture of the visual cortex.
Brain Res. 19 : 25 (1970)
- SELDON, H.L. and KEYSERLINGK, D.G.v.: Preferential orientations of nerve processes in cat and monkey cortex.
J. Anat. 126 : 65 (1978)
- SHERMAN, G.F., GARBANATI, J.A., ROSEN, G.D., YUTZEY, D.A. and DENENBERG, V.H.: Brain and behavioural asymmetries for spatial preference in rats.
Brain Res. 192 : 61 (1980)
- SHOLL, D.A.: Dendritic organization in the neurons of the visual and motor cortices of the cat.
J. Anat. 87 : 387 (1953)
- SHOLL, D.A.: The organization of the visual cortex in the cat.
J. Anat. 89 : 33 (1955)
- SHOLL, D.A.: The Organization of the Cerebral Cortex.
Methuen, London (1956)

- SOBKOWICZ, H.M., GUILLERY, R.W. and BORNSTEIN, M.B.: Neuronal organization in long term cultures of the spinal cord of the fetal mouse.
J. Comp. Neurol. 132 : 365 (1968)
- STEFFEN, H. and van der LOOS, H.: Early lesions of mouse vibrissal follicles: Their influence on dendrite orientation in the cortical barrelfield.
Exp. Brain Res. 40 : 419 (1980)
- SUGITA, N.: Comparative studies on the growth of the cerebral cortex. I. On the change in the size and shape of the cerebrum during the postnatal growth of the brain. Albino rat.
J. Comp. Neurol. 28 : 495 (1917)
- SZENTAGOTHAI, J.: Synaptology of the visual cortex. In: Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/3 (Ed. JUNG, R.) Springer Verlag, Berlin - Heidelberg - New York (1973)
- SZENTAGOTHAI, J.: Die Neuronenschaltungen der Großhirnrinde.
Verh. Anat. Ges. 70 : 187 (1976)
- TIEMAN, S.B. and HIRSCH, H.V.B.: Exposure to lines of only one orientation modifies dendritic morphology of cells in the visual cortex of the cat.
J. Comp. Neurol. 211 : 353 (1982)
- VALVERDE, F.: Short axon neuronal subsystems in the visual cortex of the monkey.
Intern. J. Neurosci. 1 : 181 (1971)
- VALVERDE, F.: Structural changes in the area striata of the mouse after enucleation.
Exp. Brain Res. 5 : 274 (1968)

- VAUGHN, J.E., HENRIKSON, C.K. and GRIESHABER, J.A.: A quantitative study of synapses in motor neuron dendrite growth cones in developing mouse spinal cord.
J. Cell Biol. 60 : 664 (1974)
- VOGT, C. und VOGT, O.: Allgemeine Ergebnisse unserer Hirnforschung.
J. Psychol. Neurol. (Leipzig) 25 : 279 (1919)
- WELKER, C.: Microelectrode delineation of fine grain somatotopic organization of Sm I cerebral neocortex in albino rat.
Brain Res. 26 : 259 (1971)
- WELKER, C.: Receptive fields of barrels in the somatosensory neocortex of the rat.
J. Comp. Neurol. 166 : 173 (1976)
- WELKER, C. and WOOLSEY, T.A.: Structure of Layer IV in the somatosensory neocortex of the rat: Description and comparison with the mouse.
J. Comp. Neurol. 158: 437 (1974)
- WELKER, W.I.: Analysis of sniffing of the albino rat.
Behaviour 22 : 223 (1964)
- WINKELMANN, A., KUNZ, G., WINKELMANN, E., KIRSCH, W., NEUMANN, H. und WENZEL, J.: Quantitative Untersuchungen an Dendriten der großen Pyramidenzellen der Lamina V des sensorischen Cortex der Ratte.
J. Hirnforsch. 14 : 137 (1973)

WISE, S.P. and JONES, E.G.: Cells of origin and terminal distribution of descending projections of the rat somatic sensory cortex.

J. Comp. Neurol. 175 : 129 (1977 a)

WISE, S.P. and JONES, E.G.: Somatotopic and columnar organization in the cortico -tectal projection of the rat somatic sensory cortex.

Brain Res. 133 : 223 (1977 b)

WISE, S.P. and JONES, E.G.: Developmental studies of thalamocortical and commissural connections in the rat somatic sensory cortex.

J. Comp. Neurol. 178 : 187 (1978)

WOOLSEY, C.N.: Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex. In: Biological and Biochemical Bases of Behavior (Eds. HARLOW, H.F. and WOOLSEY, C.N.)

Univ. of Wisconsin Press, Madison (1958), pp. 63 - 82

WOOLSEY, T.A. and van der LOOS, H.: The structural organization of Layer IV in the somatosensory region (S I) of mouse cerebral cortex. Description of a cortical field composed of discrete cytoarchitectonic units.

Brain Res. 17 : 205 (1970)

WONG, W.C.: The tangential organization of dendrites and axons in three auditory areas of the cat's cerebral cortex.

J. Anat. 101 : 419 (1967)

ZEMAN, W. and INNES, J.R.M.: Craigie's Neuroanatomy of the Rat.

Academic Press. New York and London (1963)

L E B E N S L A U F

13.1.1949 Geboren in Berlin als Sohn der Eheleute Gisela und Reinhard Wernicke

1955 - 1959 Besuch der Volksschule in Berlin

1959 - 1967 Übersiedlung nach Westdeutschland und Besuch vierer Gymnasien in Fritzlar/Hessen, Hildesheim, Detmold und Rheine/Westfalen

Juli 1967 Abitur am neusprachlichen Zweig des Gymnasiums Dionysianum in Rheine

1967 - 1968 Grundwehrdienst

1968 - 1975 Medizinstudium an der FU Berlin

Oktober 1975 Ärztliche Prüfung

1975 - 1977 Medizinalassistentenzeit:
Je vier Monate in der Inneren Abteilung des Krankenhausbetriebes Schöneberg, örtl. Bereich Leonorenstraße, in den Chirurgischen und der Urologischen Abteilung des Städt. Krankenhauses Moabit

Februar 1977 Approbation als Arzt

1977 - 1982 Wiss. Assistent im Institut für Anatomie der FU Berlin

Seit Juli

1982 Assistenzarzt in den Abteilungen für Röntgendiagnostik und Strahlentherapie des Städt. Krankenhauses Moabit

Herrn Dr. rer. nat. H.L. Seldon danke ich herzlich für die Entwicklung des Computerprogrammes.

Ebenso gilt mein Dank Frau A. Klein-Gabski (Grafik), Frau G. Lange (Fotografie), Frau M. Dulinski und Frau B. Haß (medizinisch-technische Assistenz).

